БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

Том 18 1933 № 5

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.
К 16-летию Октября . . . . 319—320

I. ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

С. Л. Иванов и Е. И. Бердичевский. Влияние различной влажности на хранение масличных семян и состав масла . . . . 321—330

А. П. Соколовская. Значение солнечной радиации, а также некоторых микроклиматических факторов в температурном режиме растений (с 3 рис. и 7 табл. крив.) . . . 331—352

Л. И. Джапаридзе и Н. А. Анели. К вопросу об опадании веточек у каркаса (*Celtis caucasica* Willd.) (с 3 рис.) . . . . 353—361

Н. В. Павлов. Краткий обзор рода *Stroganowia* Kar. et Kir. . . . . 362—369

Е. Н. Синская. Основные черты эволюции лесной растительности Кавказа в связи с историей видов. IV. . . . . 370—406

Т. А. Работнов. Вейник Лангсдорфа в центральной Якутии и его кормовое значение . . . . 407—411

А. Д. Фурсаев. По поводу издания „Флоры юго-востока Европейской части СССР" . . . . 412—413

II. РЕФЕРАТЫ . . . . 414—416

СЕКТОР НАУКИ НАРКОМПРОСА РСФСР

ОГИЗ—ГОСУДАРСТВЕННОЕ МЕДИЦИНСКОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
ЛЕНИНГРАД 1933 МОСКВА

JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS

Tome 18 1933 № 5

SOMMAIRE

Pages

Zum 16-jährigen Oktoberjubiläum 319

I. ARTICLES ORIGINAUX

S. L. Iwanow und E. J. Berditschewsky. Der Einfluss verschiedener Feuchtigkeitsgrade auf die Aufbewahrung von Oelsaat und die Zusammensetzung des Oels 330

A. P. Sokolowskaja. Die Bedeutung der Sonnenausstrahlung und einiger anderer mikroklimatischer Faktoren für das Temperaturregime der Pflanzen (mit 3 Abb. und 7 Tab.) 351

L. J. Dschaparidse und W. A. Aneli. Zur Frage vom Abfallen der Zweige bei *Celtis caucasica* Willd. (mit 3 Abb.) 361

N. V. Pavlov. Kurze Übersicht der Gattung *Stroganowia* Kar. et Kir. . . 369

E. N. Sinskaja. The principal features of the forest evolution of the Caucasus, in connection with the history of species. I. . . . . 370—406

T. A. Rabotnow. *Calamagrostis Langsdorffii* Trin. in Zentral-Jakutien und seine Bedeutung als Futtergras 411

A. D. Fursaev. Einige Bemerkungen zur Herausgabe der „Flora des südöstlichen Teils der USSR" (russ.) 412

II. REFERATE . . . . 414—416

Ботанический журнал СССР

Том 18 1933 № 5

Journal botanique de l'URSS

Tome 18 1933 № 5

СЕКТОР НАУКИ НАРКОМПРОСА РСФСР
ЛЕНОГИЗ — ЛЕНИНГРАДСКОЕ МЕДИЦИНСКОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО 1933

ФЗУ им. КИМ'а. Типография „Коминтерн". Ленинград, Красная ул., 1.

ТОМ 18 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР № 5 1933

TOME 18 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS № 5 1933

К 16-летию Октября

Выход в свет настоящего номера Ботанического журнала совпадает с шестнадцатой годовщиной Октября. Всем нам известно, какие огромные сдвиги в экономической, социальной, политической и бытовой жизни народов Советского Союза принесла с собою эта эра. Известно также, что социалистическое строительство предъявило высокие требования на научное знание и вызвало неслыханный до сих пор расцвет научно-исследовательского дела в Стране Советов.

Не всем, однако, ясно—отразился ли великий переворот и на ботанике? Понадобилось ли пролетариату усиленное развитие и этой научной дисциплины? Каково ее нынешнее состояние и ее целеустремления?

В период, предшествовавший революции, ботаника опиралась преимущественно на 10 университетских кафедр. Профессора и их ассистенты были главным контингентом в специальности, изучавшей как растительный мир огромной страны, так и общие проявления растительной жизни, Ботанический музей Академии наук, институты, занимающиеся изучением лесного дела и агрономии, три ботанических сада и областные опытные станции также требовали по нескольку ботаников. Однако, число ботаников в течении около двадцати лет немногим превышало цифру 100. К концу дореволюционного периода (1916 г.) медленный рост числа ботаников дал рекордную цифру—334 ботаников, зарегистрированных в Ботаническом обществе. По окончании гражданской войны, параллельно с бурным ростом социалистического строительства, число это стало неудержимо расти, быстро перевалило за 1000 и теперь достигло уровня, превышающего 3000!

Наряду с этим ростом ботанических кадров мы видим широчайшее развитие как лабораторий, организованных для изучения физиологии и биологии растений, так и гербариев и ботанических садов, посвященных изучению систематики, морфологии и географического распространения растений опытных учреждений, посвященных генетике и селекции, наконец, полевых исследований.

В дореволюционное время экспедиции и отдельные экскурсии организовывались почти исключительно научными обществами, ресурсы которых были очень ограничены, теперь же экспедиционные исследования находятся в руках мощных государственных организаций, вкладывающих в них огромные средства. Благодаря этому, ботаники Союза побывали и на недоступных островах Полярного моря, и на гребнях Памирских хребтов, и в глухих углах сибирской тайги, отовсюду доставляя ценный научный материал. Основным стержнем научной работы было поставлено освоение природы.

Пересмотр растений на каучуконосность, на дубители, на эфирные масла, на пастбищные и кормовые достоинства, исследование площадей, годных для организации крупных советских хозяйств—все это вызвало к жизни массовое исследование и переисследование территорий Союза. Огромные достижения имеет советская ботаника в деле изучения растений на морозостойкость и засухоустойчивость растений, на биохимические их свойства, на яровизацию на отношение растений к короткому и долгому дню, на их текстильные свойства.

Накоплению достижений ботаники в советском периоде много способствовал и пересмотр растений Союза на их полезность. Изучение бадана, тау и кок-сагыза, кендыря обогатило нашу науку целым рядом детальных материалов о практическом применении этих растений. Изучение полезных свойств древесных пород привело к знакомству со многими биохимическими их особенностями. Задача засева совхозных полей чистосортным зерном заставила поднять изучение вопросов генетики и селекции.

С каждым годом из этих славных шестнадцати лет, с каждым шагом социалистического строительства росла наука вообще, и ботаника в частности. Организация Советского Союза на началах автономии отдельных республик и областей, а также автономией нацменьшинств сделала возможным устройство научных институтов и станций в таких частях СССР, которые ранее лишь случайно и поверхностно захватывались непродолжительными экспедиционными обследованиями.

На ряду с задачами строительства на основе научной практики, правительство Советского Союза и Всесоюзная коммунистическая партия высоко оценили и научную теорию. Учение Маркса—Энгельса—Ленина охватывает идеологически все вопросы науки и проникает собою работу наших ученых, открывая перед нами все новые и новые горизонты. Наука Союза тесно связала свое будущее с будущим борющегося пролетариата и вместе с ним идет к величайшим победам.

ТОМ 18 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР № 5 1933
TOME 18 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS № 5 1933

С. Л. ИВАНОВ и Е. И. БЕРДИЧЕВСКИЙ

Влияние различной влажности на хранение масличных семян и состав масла

Из Центр. научно-исслед. биохимич. пищев. ин-та. Жировая лаборатория
(руковод. — проф. С. Л. Иванов)

(Получено 4/IV 1932)

Семена в воздушно-сухом состоянии содержат сравнительно небольшое количество гигроскопической воды, как видно из таблицы (König. Chemie der menschl. Nahrungsgenussmittel. Bd. I. 1923):

Лен	6—11%	Хлопок	5— 7%	Рожь	12—14%
Подсолнечник	6—8 „	Клещевина	7 „	Пшеница	11—14 „
Конопля	8—11 „	Рапс	6— 7 „	Ячмень	13—15 „
Арахис	5—9 „	Горчица	6—8,5 „	Соя	8—12 „
Кедр	7—9 „	Овес	10—14 „	Горох	9—14 „

С таким содержанием воды масличные семена при хранении на воздухе сохраняют всхожесть в течение нескольких лет. Они пребывают в анабиотическом состоянии, в состоянии физиологической сухости. Медленно совершающиеся в них физиологические и химические процессы (дыхание, окисление масляных запасов) приводят через 10-15 лет почти к полной потере всхожести. Семена делаются мертвыми. Значительно медленнее протекают физиолого-химические процессы у злаков, благодаря тому, что запасное вещество их—крахмал—более индиферентно к кислороду воздуха, нежели масла. Жизнь семян злаков сохраняется в течение многих десятков лет.

Все химические процессы растений протекают в растворах, поэтому при прорастании семян они требуют воды до полного насыщения семени.

Таковы два крайних состояния семян—физиологическая сухость и полная насыщенность водою. Маслобойную промышленность интересует первое состояние, так как она получает масло из свежих семян урожая обычно текущего или предшествующего года. Пока семя дойдет до переработки, оно хранится нередко в столь неблагоприятных для него условиях, что случаи его порчи, потери запасных веществ (масла) и пр. составляют обычное явление. Разберем несколько этапов хранения семян, чтобы сделать вопрос совершенно ясным.

Сбор урожая позднеспелых масличных — подсолнечника, конопли и частично льна—совершается в осеннее время, когда возможны дожди (сентябрь—октябрь). В таком случае урожай попадает на завод в особенно сыром состоянии. По данным, полученным нами, средняя влажность подсолнечника по районам была в %:

	1928/29 г.	1929/30 г.
Сев. Кавказ	9,1	9,92
ЦЧО	13,34	12,36
Нижняя Волга	13,29	12,90
Украина	11,40	10,60

Лен в Смоленске имел 13% влажности.

Во время работы в Стандартной комиссии по маслосеменам и маслопродуктам с 1925 г. по 1930 г. нам приходилось встречаться с влажностью в 32% для подсолнечника. Единичные случаи 1931 г. указывают на влажность подсолнечника до 40%. Как видно, содержание влаги в сырье 1930 г. превышало обычную влажность воздушно-сухих семян. Таким образом, на завод попадают иногда семена с повышенной влажностью.

Количество влаги в семенах может повышаться и при неправильном хранении, если к ним имеет доступ дождевая вода или снег. При температуре ниже 0° этот снег безвреден. Но его вредное действие проявляется с наступлением весны, когда он тает и температура повышается. В таком случае сырье может поступать в переработку частично уже в проросшем состоянии. Сырье поступает в переработку на заводе не одинакового качества. Нас интересует здесь вопрос, как влияет на количество и качество масла хранение семян до переработки и какие отсюда вытекают практические меры, предохраняюшие против потерь маслобойного производства.

Что же делается с семенем при повышении содержания в нем воды? „Если мы дадим семенам меньше воды, чем нужно для полного насыщения, но больше, чем они содержат в воздушно-сухом состоянии, напр. 20-25%, то у них можно будет обнаружить дыхание, т. е. выделение углекислого газа и поглощение кислорода, а также и ряд других процессов, которые в конце-концов приведут к потере семенами всхожести. Но роста при этом не будет. Такое неполное пробуждение семени при частичном увлажнении представляется теоретически чрезвычайно важным. Оно показывает, что для различных жизненных процессов требуется различная степень насыщения водою, наибольшая для роста и вообще процессов, связанных с созидательной деятельностью, и наименьшая для дыхания и других процессов распада",—говорит проф. Н. А. Максимов (8).

Такое частичное пробуждение жизненных процессов нуждается лишь в самом кратком пояснении, которое удобнее начать с процесса прорастания семени. При обильном довольстве водою семя впитывает ее до насыщения, оно набухает, оболочка лопается, в нем начинают нормально работать ферменты, происходит деятельный обмен веществ, коллоидные запасы—жиры, белки и крахмал—превращаются в растворимые в воде продукты—сахара, кислоты и т. п., которые потребляются ростком для построения новых частей растения. Обилие воды имеет следствием рост, т. е. увеличение длины ростка, и вызывает дальнейший расход запасных веществ ферментами. Если воды недостаточно для роста, то продукты распада запасных веществ накопляются в клетках и дальше на рост не потребляются. С дальнейшим уменьшением влаги темп образования растворимых в воде веществ замедляется, и могут начаться процессы синтеза высокомолекулярных веществ. Но что самое главное, в семенах совершается процесс дыхания, на который расходуется часть имеющихся в них запасов. На дыхание потребляется главным образом сахар, которого в воздушно-сухих масличных семенах имеется мало. В работе Ермакова (3) устанавливается, что в первые часы прорастания масличные семена потребляют углеводы—сахара, жировые же запасы остаются нетронутыми. Автор приходит к выводу, что наше утверждение о роли жировых запасов, как приспособления к борьбе с холодом, неправильно, так как холодная погода налицо, а жиры остаются без изменения. Позднее (не в первые часы прорастания), через 24 часа начинают потребляться и жиры и в первую очередь наименее насыщенные из них.

Как известно, жиры превращаются при прорастании семян в сахара, которые играют двоякую роль: повышая концентрацию клеточного сока, сахар понижает температуру его замерзания, защищает растение от действия холода, с одной стороны, с другой же он служит материалом для дыхания. Тождественную роль играет, конечно, и имеющийся уже в клетках сахар. Это-то и констатирует Ермаков, не связывая наблюдения с теоретическими воззрениями и не понимая их.

Таким образом, автор лишь подтверждает наши выводы, отодвигая процесс на несколько десятков часов от начала прорастания. Эта работа составляет интересное добавление к нашему воззрению, отнюдь не противореча ему. В наших работах мы намачивали семена и исследовали их тогда, когда ростки уже появились, обходя первые часы прорастания. Ермаков поставил себе задачей исследовать именно эту первую стадию прорастания.

Содержание сахаров может возрастать в процессе обмена веществ под влиянием деятельности ферментов. Наконец, при еще более сильном недостатке влаги процессы распада запасных веществ могут пробудиться и снова замереть при накоплении растворимых веществ. Таким образом недостаточная влажность пробуждает жизненные процессы хранящихся семян, но эти процессы возникают частично и протекают ненормально.

Отсюда глубокий теоретический и практический интерес, который привлекает к себе проблема изучения этого начального пробуждения жизни семян. Возникшая при оттепелях и вновь замерзшая при наступлении холодов жизнь семени при хранении сырья существенно отражается на сырье, идущем в переработку.

Если мы прибавим сюда потери производства, связанные с самонагреванием семян и их уничтожением (обугливанием), то будет ясно, что потери эти могут достигать большой величины и не безразличны для производства. Вопрос о потерях маслобойного производства при хранении семян еще только поднимается, эти потери должны строго учитываться при контроле производства. [1]

Предметом настоящего исследования и является попытка лабораторным путем ответить на некоторые из поставленных вопросов.

Не менее важно теоретическое значение этих опытов по изучению пробуждения жизни в семенах при неблагоприятных по влажности условиях. Вопросы распада жиров, увеличение кислотности масла, образование сахаров из масла, влияние периодического пробуждения и замирания жизни на работу ферментов, отмирание семян, порча и прогоркание масла, влияние микроорганизмов на масляные запасы — таковы различные этапы проблемы потерь маслобойного производства, которые должны быть изучены последовательно.

План настоящего исследования включает следующие вопросы:

1. В какой мере способны семена масличных поглощать пары из воздуха?

2. При каком содержании влаги в семенах начинает работать липаза, расщепляющая жиры на глицерин и жирные кислоты, и как это отражается на качестве извлекаемого масла?

3. При каком содержании влажности жиры начинают превращаться в углеводы и как это отражается на количестве извлекаемого масла?

Здесь семена на границе перехода из анабиотического состояния в деятельное, на границе уничтожения их физиологической сухости.

Вопросу о способности семян поглощать пары воды из воздуха посвящены работы некоторых авторов (1,5,7).

Растения и семена, хранящиеся при различном содержании влаги в воздухе, способны поглощать ее. Так, в опытах Вильгельма

---

[1] Насколько нам известно, потери производства начинают становиться предметом научного узучения в сахарной промышленности Цинса (Центрального сахарного института)

(Wilhelm, 7) при хранении семян при 20° над водою, т. е. в пространстве, насыщенном парами воды, семена *Mimulus luteus* и *Verbascum thapsus* — коровяк, медвежье ухо — частично прорастали. Мегдефрау (Mägdefrau, 5) повторил опыт с коровяком и нашел, что через 4 недели хранения над водою проросло 16 семян и не проросло 5. Семена мака — *Papaver bracteatum* — в таких же условиях дали 30 ростков из 45 семян. Семена *Juncus squarrosus* через 2 недели дали 9 ростков из 24. Семена *Chelidonium majus* — чистотела, не проросли над водою. Такой же результат был с семенами *Pisum sativum*, гороха, (30 дней); они сильно набухли и покрылись плесенью.

Семена *Avena sativa* — овса, *Secale cereale* — ржи, — *Hordeum distichum*—ячменя и *Triticum vulgare*—пшеницы оказались способными к прорастанию уже через 4—5 дней при хранении в атмосфере, насыщенной парами воды.

Баушингер (Bauschinger, 1), производивший ежедневные взвешивания семян пшеницы, хранившейся в чашках над водою, нашел следующие данные (в процентах) относительно прироста веса на первоначальный вес семян.

Дни	Привес	Дни	Привес
1	14,1	9	37,5
2	19,6	10	37,0
3	24,2	11	38,0
4	27,5	12	39,0
5	29,6	14	41,2
7	33,3	15	42,0
8	34,5		

Принимая во внимание, что зерна пшеницы содержат в воздушно-сухом (первоначальном) состоянии около 14% влаги, мы видим таким образом, что в первый день зерна повышают общее содержание влаги до 28,1%, а на пятнадцатый день — до 56%. Опыт был прекращен потому, что на шестой день (около 45% влаги) пшеница стала уже прорастать и следовательно дальнейшее поглощение воды совершалось уже проростками.

В других опытах выяснилось, что пшеница способна поглощать пары воды из воздуха всею своей поверхностью. Опыты с семенами масличных *Capsella bursa pastoris* (пастушьей сумки), имеющими слизистую оболочку, не дали через 4 недели ни одного ростка (5). То же самое наблюдалось и с семенами льна, не давшими ни одного ростка.

Обстоятельная работа Мегдефрау над поглощением паров воды растением указывает, что такое поглощение действительно имеет место.

Особенную важность имеет указание Градмана (Gradman, 2), что почвенный воздух бывает насыщен парами воды. Такое же насыщение парами воды, возможно, имеется и на складах семян при сборе их с повышенной влажностью и хранящихся на заводах до переработки.

Для настоящей работы были избраны семена урожая 1930 г. рапса, подсолнечника и тыквы, как представители жировых запасов с 1 и 2 двойными связями.[1] Всхожесть за 5 суток рапса — 97%, подсолнечника — 96%, тыквы — 98%. Надо было убедиться, что в течение опыта в семенах действительно сохраняется то количество воды, которое было необходимо по заданиям опыта. Это последнее должно быть ниже количества воды, при котором происходит прорастание семян.

---

[1] Опыты со льном были неудачны. Семена при всех условиях опыта сильно плесневели.

50 *г* семян напитывались водою следующим образом:

а — обозначены семена исходные, хранившиеся на воздухе,

б — семена хранились над насыщенным раствором поваренной соли в атмосфере, имеющей 76% относительной влажности (5).

в — семена хранились над дистиллированной водою в чашках Петри, в атмосфере, насыщенной парами воды.

Предварительные опыты хранения семян при 40—50% воды в них показали, что они способны к прорастанию. У Баушингера семена прорастали при 45% влаги. Поэтому в постановке наших опытов мы стремились держать семена при влажности ниже 45%.

Для максимального повышения исходного содержания воды семена намачивались предварительно в дистиллированной воде в течение 1—2 часов и затем тщательно просушивались сначала между листами фильтровальной бумаги, чтобы удалить излишнюю воду, а затем при 40—45° при протягивании воздуха аспиратором до тех пор, пока вес не показывал 15% и 21% влаги вместе с первоначальной гигроскопической. Конец подсушивания контролировался взвешиванием на технических весах с точностью до второго знака.

ТАБЛИЦА 1

Введение воды в семена сверх гигроскопической

	Вес семян с гигроск. водою в *г*	Вес без гигроск. воды в *г*	Вес смочен. семян перед опытом в *г*	Содержание влаги в семенах перед опытом в %
Рапс: г	50	47	54,05	15[1]
„ д	50	47	56,87	21
Подсолнечник: г . .	50	46	52.9	15
„ д . .	50	46	55,66	21
Тыква: г	50	46,25	53,19	15
„ д	50	46,25	55.95	21

Все опытные семена, обозначенные в, г и д, хранились затем в атмосфере, насыщенной парами воды (над дистиллированной водой и в объемистых кристаллизаторах со стеклянными крышками) в течение 30 дней. Кристаллизаторы ежедневно открывались для обмена воздуха.

По окончании опыта был произведен анализ семян, хранившихся в течение 30 дней при нормальной температуре (19—22° Ц) в темноте.

ТАБЛИЦА 2

Содержание влаги в % в семенах во время опыта и условия хранения в течение 30 суток

	а	б	в	г	д
	Исходный материал	Над раствором хлористого натра	Над водою с исходной влагой	Над водою 15% влаги	Над водою с 21% влаги
Рапс	6	6	6	15	21
Подсолнечник . .	8	8	8	15	21
Тыква	7,5	7,5	7,5	15	21

---

[1] 47 *г* : 7,05 = 100 : x; $x = 15$.

Внешний вид семян к концу опытов через 30 дней

Рапс: а и б — никаких изменений.
в — появление на 8-й день и слабое развитие плесени до конца опыта.
г и д — появление плесени на 8-й день и дальнейшее слабое развитие.

Подсолнечник — а и б — никаких изменений.
в — появление плесени на 8-й день
г — „ „ „ 5-й день
д — „ „ „ 4-й день
Плесневые грибки развиваются на оболочке. Ядра семян по снятии оболочки чистые

Тыква: а и б — никаких изменений.
в — появление плесени на 5-й день.
г и д — появление плесени на 4-й день

По окончании опыта семена просушивались в сушильном шкафу при 100° до постоянного веса и анализировались. Все опыты парные.

ТАБЛИЦА 3

Убыль сухого вещества в семенах после 30-дневного хранения

	Абсолютно-сухой вес семян до опыта в *г*	Абсолютно сухой вес семян после опыта в *г*	Убыль абсолютного сухого веса семян в %
Рапс: а	47	—	0,0
„ б	„	46,0	2,13
„ в	„	43,0	8,51
„ г	„	40,0	14,9
„ д	„	41,0	12,7
Подсолнечник: а	46		0,0
„ б	„	47,5	3,2
„ в	„	43,0	6,5
„ г	„	41,5	9,75
„ д	„	41,0	10,84
Тыква: а	46,25	—	0,0
„ б	„	47,0	1,6
„ в	„	43,0	7,0
„ г	„	42,5	8,1
„ д	„	41,0	11,3

При хранении семян в влажной атмосфере в течение месяца абсолютный вес сухого вещества уменьшается. Это уменьшение идет почти параллельно с увеличением влажности. Наименьшая потеря сухого вещества имеет место при хранении над насыщенным раствором поваренной соли. При повышенной влажности (15% и 21%) убыль в весе максимальная: теряется около 8,1—14,9% вещества.

Известно, что при проращивании семян в темноте при обилии воды потери в последнем случае могут достигать 30—50% от первоначального веса за 10—15 дней опыта.

При хранении семян во влажной атмосфере они впитывали в себя влагу с различною силой. Так, через 30 дней опыта в них оказались следующие количества воды (после просушки при 100° до постоянного веса) [1].

---

[1] Прибыль веса семян можно объяснить, повидимому, тем, что поглощение кислорода превышало распад веществ. Ниже из табл. 7 видно, что распад масла был очень слабый.

ТАБЛИЦА 4

Поглощение воды опытными семенами из влажной атмосферы

	Содержание воды после опыта в %	Содержание воды до опыта в %	Разница в %
Рапс: а	—	6	—
„ б	9,04	6	3,04
„ в	18,73	6	12,73
„ г	24,84	15	9,84
„ д	22,0	21	1,0
Подсолнечник а	—	8	—
„ б	8,71	8	0,71
„ в	18,76	8	10,76
„ г	22,56	15	7,56
„ д	23,52	21	2,52
Тыква: а	—	7,5	—
„ б	8,94	7,5	1,44
„ в	17,75	7,5	10,25
„ г	21,59	15,0	6,59
„ д	25,0	21,0	4,0

Из таблицы 4 видно, что:

1) Семена могут поглощать пары воды даже при хранении над насыщенным раствором хлористого натра (б), т. е. при 76% относительной влажности.

Минимальное поглощение у подсолнечника 0,71%
Максимальное „ „ рапса 3,04%

2) Наибольшее поглощение паров воды при хранении над водою (в): минимальное у тыквы—10,25%, максимальное у рапса 12,72%.

3) Обогащенные до 15% водою семена (г) также способны поглощать влагу при хранении над водою, но меньше, чем необогащенные: минимальное у тыкв—6,59%, максимальное у рапса—9,84%.

4) Обогащенные до 21% водою семена (д) поглощают воду при хранении над водою значительно слабее предыдущих: минимальное у рапса—1,0%, максимальное у тыквы—4,0%.

5) Быстрое уменьшение поглощения паров воды семенами говорит, повидимому, в пользу того, что здесь мы имеем близкий предел поглощения паров воды исследуемыми семенами.

Эти цифры должны иметь особенно важное практическое значение. При отсутствии капельно-жидкой влажности семена при длительном хранении на складах способны поглощать пары воды. Интересно заметить, что количество поглощаемой парообразной воды масличными семенами значительно ниже, чем у крахмалистых (пшеница в опытах Баушингера поглощала 42% воды, не считая гигроскопической). Это следует объяснить, повидимому, меньшим содержанием растворимых в воде и гигроскопически действующих веществ у масличных.

Для исследования липазы часть опытных семян высушивалась при 48—50° до постоянного веса.

Исследование действия липазы после 30-дневного хранения семян

2—3 *г* семян тонко измельчались в ступке. 1 *г* муки смешивался при взбалтывании на аппарате в течение 10 минут с 3 *г* подсолнечного масла и 10 *см*³ воды. Через 24 часа добавлялось 50 *см*³ спирта и эфира (1:1) [1], и определялось кислотное число смеси.

---

[1] В таблице 5 приведены кислотные числа за вычетом контрольного кислотного числа, относящегося к раствору масла в растворителе. Титрование велось 0,5 нормальным раствором КОН в присутствии индикатора фенолфталеина. Кислотное число подсолнечного масла = 1,6.

ТАБЛИЦА 5

Расщепление подсолнечного масла липазой семян после 30-дневного хранения

	Рапс	Подсолнечник	Тыква
Семена до опыта	11	8	8,8
Семена над NaCl	5,32	3,11	4,95
Семена над водою	9,17	8,51	8,17
Семена с 15% влаги над водою	24,64	15,65	13,34
Семена с 21% влаги над водою	—	34,95	10,23

1. Сухие семена содержат активную липазу, которая расщепляет жиры на глицерин и жирные кислоты.

2. При хранении над концентрированным раствором хлористого натра активность липазы в семенах падает приблизительно вдвое.

3. При хранении над водой в течение 30 дней активность липазы почти равна активности липазы в сухих семенах.

4. При повышенной влажности (15%) активность липазы возрастает приблизительно в 2 раза по сравнению с сухими семенами. Это свидетельствует о благоприятных условиях для перехода липазы в активное состояние.

5. Повышение влаги до 21% также благоприятствует активности липазы у подсолнечника, где она увеличивается в 4 раза, у тыквы повышение липазы слабое (8,8 : 10,23).

ТАБЛИЦА 6

Изменение масла в семенах при хранении в разных условиях

	Содержание масла в %	Кислотное число	Иодное число по Гюблю-Валеру
Рапс: а	25,25	1,5	117,6
„ б	24,55	2,15	108,9
„ в	22,92	6,33	107,75
„ г	16,03	33,77	104,95
„ д	21,45	17,31	98,67
Подсолнечник: а	30,0	1,6	136,5
„ б	29,42	2,21	116,26
„ в	27,75	9	110,45
„ г	25,17	16,09	122,45
„ д	21,84	19	116,83
Тыква: а	32,0	0,85	112
„ б	31,7	2,12	94,96
„ в	31,2	31,46	94,65
„ г	28,98	23,05	102,7
„ д	27,78	17,13	92,6

Выводы

При хранении семян во влажной атмосфере в течение месяца содержание масла падает: очень слабо — над раствором хлористого натра (0,3 — 0,7%); сильнее — над водою (0,8 — 2,3%). При повышенной влажности (15% — от 3 до 9,22% и при 21% влаги — от 3,2 до 8,16%).

Сильно повышается кислотное число — от 1,5 до 16,09 и даже до 33,77.

Иодное число падает на 20 единиц при максимальной влажности (21%); с уменьшением влажности падение иодного число слабее.

Отношение ядра к оболочке изменяется при хранении семян в различных условиях. Это отношение определялось после высушивания семян до постоянного веса после опыта.

ТАБЛИЦА 7

Отношение ядра к оболочке

	Ядро	Оболочка	Отношение
Подсолнечник а	60	40	1,5
„ б	54 25	45,75	1,2
„ в	58,25	41,75	1,4
„ г	46	44	1,3
„ д	53	47	1,1
Тыква а	75	25	3
„ б	71	29	2,4
„ в	76	24	3,1
„ г	77	23	3,2
„ д	78	24	3,1

Общие выводы

1. При хранении масличных семян во влажной атмосфере они всасывают от 0,71% до 12,72% влаги, считая на первоначальный сухой вес семян (табл. 3).

2. Сухой вес семян убывает от 2,13% до 14,9% в процессе дыхания за 30 дней пребывания во влажной атмосфере (табл. 2).

3. Липаза повышает свою активность по мере обогащения семян поглощаемою влагой.

4. Влаги, поглощаемой семенами, недостаточно для полного набухания семян и для образования ростка, поэтому прорастание семян рапса, подсолнечника и тыквы в изученных условиях не наблюдается.

5. При хранении семян во влажных условиях количество масла теряется; убыль выражается в 0,8—9,22% жира.

6. Качество масла при хранении семян во влажных условиях также изменяется:

а) сильно повышается кислотное число;

б) падает содержание линолевой кислоты;

в) падает иодное число.

7. В связи с убылью запасных веществ в семенах у подсолнечника изменяется отношение ядра к оболочке с 1,5 до 1,1 (табл. 7).

8. Хранение семян во влажных условиях ведет к потерям в маслобойном производстве.

9. Мерами против утерь маслобойного производства следует наметить сбор урожая в сухую погоду или просушивание семян при доставке их на склады, хранение в сухих сараях, проветривание помещения и переворачивание семян от времени до времени.

Литература

1. Bauschinger A. Saugkraftmessungen verschiedener Getreidearten. Fortsch. der Landwirtsch. 1927. 2. 192 стр. — 2. Gradman H. Unters. über die Verhältnisse des Bodens. Jahrb. f. Wissensch. Botanik. 1928. 69, 1—100; 1929. 70. 657 стр. — 3. Ермаков А. И. Первые стадии прорастания семян масличных растений. Тр. по прик. ботанике. 1930—31 г. Т. 25. I вып. 135 стр. — 4. Kolumbe E. Unters. über die Wasseraufnahme

der Flechten. Planta. 1927. III. стр. 734. — 5. Mägdefrau K. Unters. ü. die Wasserdampfaufnahme der Pflanzen. Zeitsch. für Botanik. 24. T. стр. 417—450.—6. Pringsheim E. Unters. ü. die Samenquellung. 1930. 11. 528 стр. — 7. Wilhelm S. Beob. ü. die Wassermengen, welche Samenkörner aus feuchter Luft aufnehmen. Oesterr. Landw. Wochenblatt. 1883. — 8. Максимов Н. А. Краткий курс физиологии растений. 3 изд. 1931 г.: стр. 92. — 9. Предтеченская А. А. О прорастании семян в атмосфере с парообразной водой. Записки по семеноведению. Ann. d'essais des semenc. Vol. VIII. Leningrad 1931. Jardin botan. de l' Acad. d. Sciences. — 10. Nobbe Fr. Beiträge zum Keimungsprobleme Landw. Vers. Stat. VII. 1865. — 11. Walter H. Plasmaquellung und Wachstum. Zeitschr. für Botan. XVI, 1924. — 12. Dunin M. S. und Mjasdrikowa. Zur Frage der Bestimmung des Wasserminimums für die Samenkeimung. Angew. Botanik. 1931. 49 стр.

S. L. IWANOW und E. I. BERDITSCHEWSKY

Der Einfluss verschiedener Feuchtigkeitsgrade auf die Aufbewahrung von Oelsaat und die Zusammensetzung des Oels

Aus dem Zentralen Wissenschaflichen Institut für Biochemische Nährstoffuntersuchung

Allgemeine Schlussfolgerungen

1. Bei der Aufbewahrung von Oelsaat in feuchter Luft saugt dieselbe von 0,71% bis 12,72% Feuchtigkeit im Verhältnis zu ihrem ursprünglichen Trockengewicht ein (Tab. 3.)
2. Das Trockengewicht der Samen zeigt eine Abnahme von 2,13% bis 14,9% durch den Atmungsprozess während 30-tägigen Verweilens in feuchter Luft. (Tab. 2)
3. Die Aktivität der Lipase steigt nach Massen der Bereicherung der Samen an Feuchtigkeit.
4. Die von den Samen aufgenommene Feuchtigkeit genügt nicht um ein volles Aufquellen derselben und die Bildung eines Keimlings zu bewirken, deshalb lässt sich unter den untersuchten Verhältnissen ein Keimen von Raps-, Sonnenblumen- und Kürbissamen nicht beobachten.
5. Bei Aufbewahrung von Samen in feuchter Luft findet eine Abnahme des Oelquantums statt; der Verlust beträgt 0,8 bis 9,22% an Fett.
6. Die Qualität des Oels ändert sich ebenfalls bei Aufbewahrung von Samen in feuchter Luft:
    a) bedeutendes Steigen der Säurezahl
    b) Sinken des Gehalts von Linolsäure
    c) Sinken der Jodzahl.
7. Im Zusammenhang mit der Abnahme von Reservestoffen ändert sich bei Sonnenblumensamen das Verhältnis vom Kern zu der Hülle von 1,5 bis 1,1 (Tab. 7).
8. Die Aufbewahrung von Samen in feuchter Luft hat Verluste bei der Oelgewinnung zur Folge.
9. Als Mittel gegen Verlust bei Oelgewinnung sind zu nennen: Einernten bei trockener Witterung oder Trocknen der Samen bei ihrer Ablieferung an die Lager, Aufbewahrung in trockenen Speichern, Durchlüftung des Lagerraums und von Zeit zu Zeit das Umschütten der Samen.

ТОМ 18 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР № 5 1933
TOME 18 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS № 5 1933

СОКОЛОВСКАЯ А. П.

Значение солнечной радиации, а также некоторых микроклиматических факторов в температурном режиме растений

С 3 рис. и 7 табл. кривых

(Получено 15/XII 1932)

Солнечный свет, падая на растительный организм, превращается, с одной стороны, в тепловую энергию и вызывает повышение температуры, с другой стороны оказывает фото-химическое действие.

Тепловое действие солнечной радиации крайне мало до сих пор изучено ботаниками-физиологами. Главное внимание ими уделяется на изучение фото-химического действия света. Однако обе эти формы действия, источником которых является одна и та же лучистая энергия, находятся безусловно в тесной связи. Изучение различных фотохимических процессов надо связать также и с изучением теплового действия солнечной радиации на растительный организм.

Отдельные наблюдения над действием солнечной радиации на температуру растений произведены рядом исследователей. Но все эти наблюдения носят отрывочной характер, часто произведены чрезвычайно элементарным и не всегда, очевидно, точным методом.

Так, в 1838 г. Ван Биик и Бергзам (Van Beek and Bergsam), Аскенази (Askenasy) в 1875 г. устанавливают, что температура растений под действием падающих прямых солнечных лучей повышается в среднем на 10—20°, причем это повышение t° учитывается при помощи ртутного термометра, вокруг которого заворачивались листья. Несколько позднее, Смис (Smith) в 1909 г., Гарвей (Harvey) в 1923 г. применяют термоэлектрический метод. Исследования указанных авторов вносят уже более точные данные. По данным Смиса температура исследованных растений повышалась при действии света на 13—16° по сравнению с температурой окружающего воздуха. Гарвей определяет температуру камбия у деревьев на различных сторонах и устанавливает, что на южной стороне камбий нагревается более сильно, чем на северной. Из работ, произведенных термоэлектрическим методом, надо отметить работу Клёма (Clum, 1923), который изучает действие транспирации и солнечной радиации иа температуру некоторых растений, и работу Гардера (Harder, 1930), изучавшего действие света на температуру некоторых растений Алжирской пустыни.

Не останавливаясь более на истории вопроса, который детальней разбирается в моей предыдущей статье (Соколовская, 1932), перейду к описанию методики исследований и произведенных опытов.

Метод исследования

Настоящая работа была произведена на Карадагской биологической станции в Крыму за время моего пребывания с 25 августа по 25 сентября 1932 г. Определение температуры растений производилось при помощи термоэлектрического метода. Термоэлементы были сделаны из медной и константановой проволоки с шелковой изоляцией, в виде тонкой иглы = 2—3 *мм* длины, которая втыкалась внутрь той или иной части растения. Температура растений учитывалась при помощи петельного гальванометра Цейсса с чувствительностью = 1×10^{-7} ампер. Для определения температуры нескольких объектов или различных частей растения в одно и то же время я пользовалась прибором И. Д. Стрельникова, который включал в себе систему из 6 термоэлементов.

Петельный гальванометр имеет громадное преимущество в полевых работах: легко устанавливается на 0, не требует строго горизонтальной поверхности. Кроме того, показания петельного гальванометра устанавливаются чрезвычайно быстро, в течение 3—5 секунд, что дает возможность производить отсчеты и сравнивать результаты сразу для разных частей растений. Влажность воздуха определялась психрометром Августа в психрометрической будке. Скорость ветра учитывалась при помощи ручного анемометра.

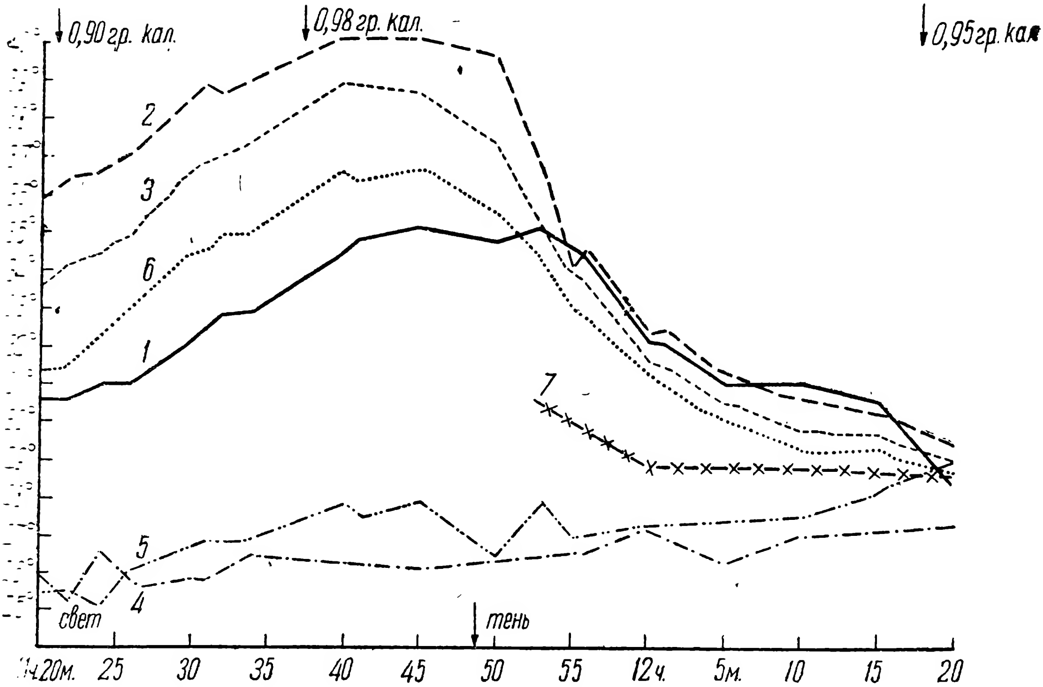
Интенсивность солнечной радиации, которая представляет сумму прямой и рассеянной радиации, учитывалась при помощи пиранометра Калитина. В этом приборе о напряжении солнечной радиации судят по величине образующегося термотока, который учитывается тем же гальванометром Цейсса. При помощи переводного множителя из показания гальванометра с пиранометром легко вычисляется интенсивность солнечной радиации в грамм-калориях на 1 $см^2$ поверхности в минуту. Каждый термоэлемент был градуирован с гальванометром с точностью до 0,01°. Мною приводятся показания с точностью до 0,1°.

Задачей настоящей работы было изучение действия некоторых микроклиматических факторов, как солнечная радиация, облачность, ветер на температуру растений.

Действие солнечной радиации на температуру различных частей плода каперца (*Capparis spinosa* L.)

В опыте № 1 выяснялось действие солнечной радиации на t° различных частей плода каперца. На рис. 1 схематично изображено положение плода на земле и точки определения температуры на различных сторонах плода. Плод лежал у поверхности почвы своей верхушкой. Длинная ось была расположена под углом около 20° к горизонтальной поверхности. Термоэлементами № 1 определялась температура по середине плода с теневой, обращенной к почве стороны; № 2 — середина плода с освещенной стороны; № 6 — у верхушки плода, с боковой стороны; № 3 — у верхушки плода с освещенной стороны; № 5 — у основания плода с боку; № 4 определялась температура окружающего воздуха на высоте около $^1/_2$ *м* от почвы. Отсчеты гальванометра производились через каждые 1—2 минуты. Длительность опыта равнялась 1 часу. Данные приведены на кривой 1 и табл. 1, из которых мы видим:

Сторона плода (точка № 2), находящаяся под действием падающих прямых солнечных лучей, нагревается максимально на 13° выше t° окружающего воздуха, т. е. температура точки № 2 = 40° при t° воздуха = 26,4° в 11 ч. 40 м. Соответствующая сторона плода с противоположной теневой стороны (точка № 1) нагревается максимально на 9° выше t° окружающего воздуха и ее температура = 35,1° при t° воздуха = 26,2°. Далее, верхушка плода (точка № 3), обращенная к лучам солнца, нагревается несколько ниже (на 1,5°), чем сторона, перпендикулярная к падающим лучам (точка № 2). Температура данной сто-



Кривая № 1. Кривые температуры различных частей плода каперца, *Capparis spinosa* L., лежащего на земле. 1 — t° стороны плода, находящейся в тени; 2 — t° освещенной стороны плода; 3 — t° освещенной верхушки плода; 4 — t° воздуха; 5 — t° у основания плода; 6 — t° верхушки плода с полутеневой стороны.

№ 1. Temperaturkurvenverschiedener Teile der auf der Erde liegender Frucht von *Capparis spinosa* L. 1 — t° der Schattenseite der Frucht; 2 — t° der beschienenen Seite; 3 — t° der beleuchteten Spitze der Frucht; 4 — t° der Luft; 5 — t° der Basis der Frucht; 6 — t° der Fruchtspitze an der halbbeschatteten Seite.

роны (№ 3) максимально поднимается на 12,5° выше t° окружающего воздуха, т. е. = 38,9° при t° воздуха = 26,4° в 11 ч. 40 м.

Примерно в этой же части плода, но несколько сбоку, с полутеневой стороны (точка № 6) t° поднимается на 10,1° выше t° воздуха, и на 2° выше стороны, обращенной в тень (№ 1), т. е. = 36,5° при t° воздуха = 26,4°, Очень незначительно повышается температура при основании плода (точка № 5), по близости от цветоножки. Максимально t° этой части плода повышалась на 1,7° выше t° воздуха и = 27,9° при t° воздуха = 26,2° в 11 ч. 45 м. При затенении плода-температура всех частей его понижается в первые же секунды опыта, и через 15—20 минут после момента затенения температура различных частей плода понижается в среднем на 11—12,° приближаясь к температуре окружающего воздуха и к тем-

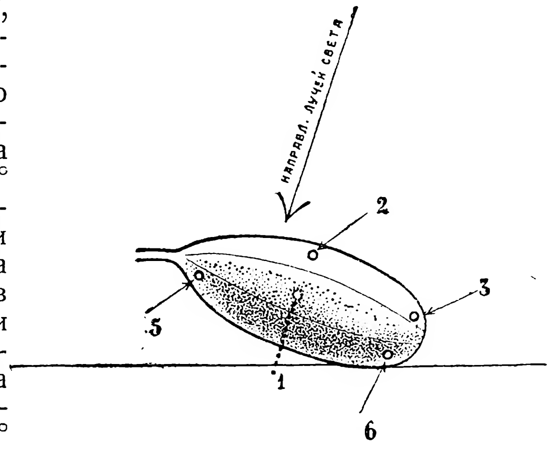


Рис. 1. Плод каперца, *Capparis spinosa* L.
Frucht von *Capparis spinosa* L.

ТАБЛИЦА 1

	1	2	3	4	5	6	
11 ч. 20 м.	30,6°	36,0°	33,7°	26,1°	25,6°	31,4°	Интенсивность солнечной радиации — 0,90 г-кал.
„ „ 22 „	30,6	36,4	34,3	25,4	25,6	31,6	
„ „ 24 „	31,1	36,6	34,4	26,6	25,2	32,4	
„ „ 26 „	31,1	37,1	34,9	25,9	26,1	33,0	
„ „ 27 „	31,4	37,3	35,5	25,7	26,3	30,9	
„ „ 30 „	32,2	38,5	36,6	25,9	26,8	34,5	
„ „ 31 „	32,5	38,8	36,8	25,9	26,8	34,6	
„ „ 32 „	32,9	38,6	37,0	26,9	26,8	34,9	
„ „ 34 „	32,9	38,9	37,4	26,5	27,0	35,4	
„ „ 40 „	34,5	40,0	38,9	27,2	27,9	36,6	Интенсивность солнечной радиации — 0,98 г-кал.
„ „ 41 „	34,8	40,0	38,8	26,3	27,6	36,4	
„ „ 43 „	35,0	40,0	38,8	26,5	27,9	36,6	
„ „ 45 „	35,1	40,0	38,6	26,2	27,9	36,7	
„ „ 50 „	34,8	39,5	37,3	26,5	26,5	35,5	
„ „ 53 „	35,2	36,7	35,2	27,2	27,9	34,2	
„ „ 55 „	34,7	34,1	34,0	27,3	27,0	33,0	Тень
„ „ 56 „	34,2	34,5	33,4	26,6	27,6	32,8	
„ „ 58 „	33,2	33,5	32,2	27,1	27,4	31,6	
12 ч. — м.	32,1	32,3	31,6	27,3	27,3	31,3	
„ „ 1 „	32,1	32,4	31,5	27,7	27,4	31,0	
„ „ 2 „	31,8	32,0	31,0	27,9	27,1	30,5	
„ „ 4 „	31,5	31,5	30,9	26,8	27,5	30,3	
„ „ 5 „	31,0	31,3	30,5	26,4	27,4	30,0	
„ „ 10 „	31,0	30,6	29,8	27,0	27,6	29,3	
„ „ 15 „	29,7	30,3	29,7	27,9	28,2	29,4	
„ „ 20 „	28,4	29,4	29,0	27,1	28,8	28,7	Интенсивность солнечной радиации — 0,95 г-кал.

пературе в непосредственной близости от плода, которая измерялась ртутным термометром. Температура воздуха в непосредственной близости от плода заметно отличалась от t° воздуха на высоте $^1/_2$ *м*; именно, во время нагревания плода лучами солнца t° воздуха около плода = 31,4°, а при затенении плода t° воздуха = 28,8°.

Таким образом, мы видим, что солнечная энергия падает на растение, поглощается, превращается в тепловую энергию и вызывает повышение температуры последнего. С другой стороны, абсорбированная энергия легко отдается при затенении.

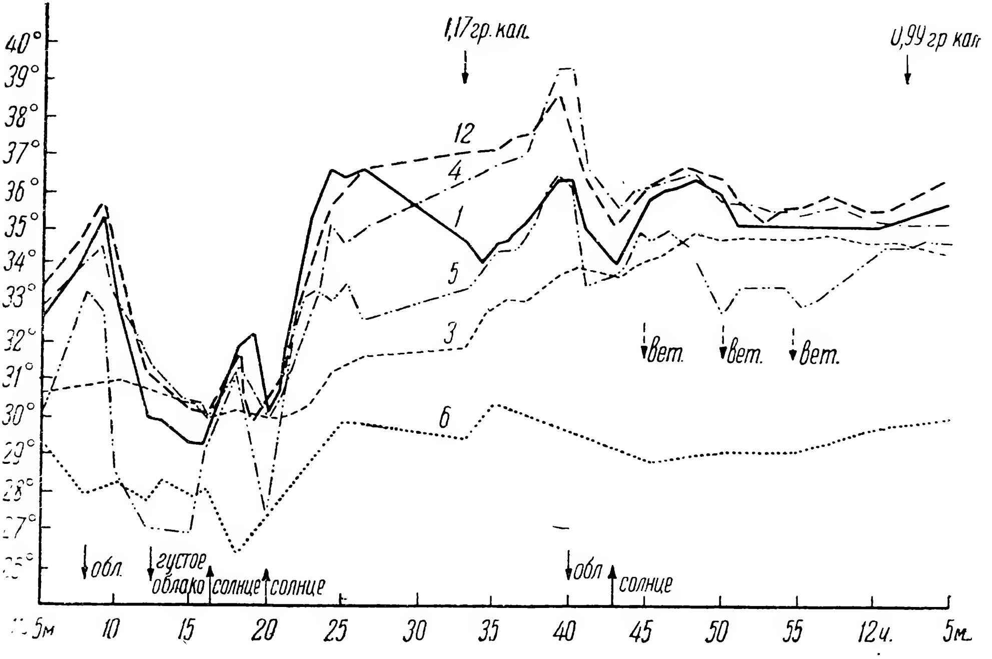
Наблюдающееся явление разницы в температурах различных частей плода обусловливается, прежде всего, не одинаковой степенью освещения данных частей, что в свою очередь находится в связи с различным углом падения солнечной радиации, о чем подробнее остановлюсь несколько дальше.

Сторона плода (точка № 2), обращенная почти перпендикулярно к солнечным лучам, поглощает наибольшее количество лучей, что и вызывает наибольшее развитие тепловой энергии и повышение температуры в данной части плода. Сторона, освещенная лучами, падающими под углом около 60° (точка № 3), нагревается несколько меньше, как уже отмечалось. Сбоку (точка № 6), где лучи падают под углом около 10—15°, нагревание еще меньшее.

Наконец, сторона, прилегающая к почве (точка № 1), находящаяся в тени, имеет температуру на несколько градусов выше t° окружающего воздуха. Эта сторона нагревается, с одной стороны, лучами, проходящими через толщу плода, с другой стороны, в силу теплопроводности от верхних нагретых частей плода. Далее, нужно предположить, что низкая температура при основании плода (точка № 5), которая лишь на 1,5—2° выше t° воздуха, хотя эта точка и находится все время под действием солнечных лучей, вызвана, вероятно, во-первых, охлаждающим действием поступающего в плод тока воды, во-вторых, малой округлой поверхностью, на которую лучи падают под различными, небольшими углами.

2. Действие солнечной радиации на температуру различных органов растения и значение облачности

В опыте № 2 выясняется действие лучистой энергии на различные органы каперца, *Capparis spinosa* L., и значение фактора облачности в температурном режиме растений. Были взяты следующие органы: молодой, только-что завязавшийся цветочный бутон, в дальнейшем обозначенный, как бутон 1-ой стадии — термоэлемент № 1; бутон перед раскрыванием, обозначенный, как бутон 2-ой стадии — термоэлемент № 2; плод в тени — термоэлемент № 3; плод освещенный — термоэлемент № 4; стебель на свету — термоэлемент № 5. Термоэлементом № 6 определялась температура окружающего воздуха. Длительность опыта—1 час. Из кривой № 2 и табл. 2 видно следующее:



Кривая № 2. Кривые температуры различных органов каперца. 1 — t° бутона 1-ой стадии; 2 — t° бутона 2-ой стадии; 3 — t° плода в тени; 4 — t° освещенного плода; 5 — t° стебля на свету; 6 — t° воздуха.

№ 2. Temperaturkurvenverschiedener Organe von *Capparis spinosa* L. 1 —t° der Knospe im I Stadium; 2 —t° der Knospe im II Stadium; 3 —t° der Frucht im Schatten; 4 —t° der beschienenen Frucht; 5— t° des Stengeis bei Bescheinung; 6—t° der Luft.

Надвинувшееся облако в 11 ч. 9 м. задерживает прямые солнечные лучи и в течение первых же 2—3 минут понижает температуру всех органов каперца. Так, до появления облака в 11 ч. 8 м. t° бутона 1-ой стадии (трм. № 1) = 35,4°; t° бутона 2-ой стадии (трм. № 2) = 35,8°; t° плода в тени (трм. № 3) = 31,1°; t° плода на свету (трм. № 4) = 34,5°; t° стебля (трм. № 5) = 33,3°. Через 1 минуту в 11 ч. 9 м. температура понизилась на : 2,2° у трм. № 1; на 1,7° у трм. № 2; на 0,1° у трм. № 3; на 1,2° у трм. № 4 и на 4,5° у трм. № 5. Тень

ТАБЛИЦА 2

	1	2	3	4	5	6		
11 ч. 5 м.	32,7°	33,6°	30,7°	33,0°	30,1°	29,5°		
„ „ 8 „	34,4	34,9	30,9	34,1	33,3	29,3	Облако	
„ „ 9 „	35,5	35,8	31,2	34,5	32,3	28,1		
„ „ 10 „	33,2	34,1	31,0	33,3	28,7	28,4		
„ „ 12 „	30,1	31,4	30,8	31,6	27,3	27,8	Тень густого	
„ „ 13 „	29'9	31,1	30,6	30,9	27,1	28,3	облака	
„ „ 15 „	29,3	30,3	30,4	30,4	27,0	27,9	Свет	
„ „ 16 „	29,3	30,1	30,0	30,2	29,2	28,1	Солнце	
„ « 18 „	31,9	31,8	30,2	31,4	31,3	26,4	Облако	
„ „ 20 „	30,2	30,6	30,0	30,2	27,5	27,3	„	
„ „ 21 „	30,8	31,3	30,0	30,8	30,8	28,9	Солнце	
„ „ 22 „	33,8	33,0	30,2	32,0	33,1	29,5		
„ „ 23 „	35,6	34,5	30,5	33,0	33,4	29,0		
„ „ 24 „	36,7	35,6	31,2	35,1	33,2	29,6		
„ „ 25 „	36,4	36,1	31,4	34,6	33,6	29,9		
„ „ 26 „	36,7	36,6	31,6	35,0	32,7	29,8		
„ „ 33 „	34,7	37,1	31,9	36,4	33,5	29,5	Интенсивность солнечной ра-	
„ „ 34 „	34,1	37,1	32,7	36,4	33,9	29,4	диации —1,17 г-кал.	
„ „ 35 „	34,6	37,3	33,0	36,8	34,6	30,4		
„ „ 36 „	34,8	37,6	33,2	36,9	34,5	30,2		
„ „ 37 „	35,1	37,6	33,2	37,1	34,9	30,1		
„ „ 39 „	36,4	38,7	33.8	39,4	36,5	29,8		
„ „ 40 „	36,4	37,6	34,0	39,4	35,3	29,7	„	
„ „ 41 „	35,1	36,5	34,0	36,7	33,6	29,4	Облако	
„ „ 43 „	34,1	35,4	33,9	35,7	34,0	29,8	„	
„ „ 44 „	35,7	36,0	34,1	36,2	35,1	28,6	Солнце	
„ „ 45 „	35,8	36,2	34,3	36,2	34,8	28,9	„	Ветерок
„ „ 46 „	36,2	36,5	34,5	36,4	35,1	29,8	„	
„ „ 48 „	36,4	36,7	35,0	36,7	34,6	29,5	„	
„ „ 50 „	36,1	36,4	34,9	35,9	32,9	29,2	Светлое облако	Ветерок
„ „ 51 „	35,2	35,9	34,9	35,9	33,7	29,3	„	
„ „ 53 „	34,7	35,4	34,9	35,6	33,6	30,1		
„ « 54 „	35,2	35,8	34,9	35,6	33,7	29,5	Солнце	
„ „ 55 „	35,2	35,8	34,9	35,5	33,1	29,2	„	Ветерок
„ „ 57 «	35,4	36,0	35,0	35,7	33,5	29,4	„	
„ „ 59 „	35,2	35,7	34,8	35,5	34,3	29,5	„	
12 ч. 1 м.	35,2	35,8	34,8	35,3	34,6	29,8	„	
„ „ 3 „	35,7	36,1	34,5	35,3	35,2	29,9	„	
„ „ 4 “	35,6	36,4	34,8	35,3	35,1	30,0	Интенсивность солнечной ра-	
„ „ 5 „	35,9	36,6	34,5	35,4	34,9	30,0	диации —0,99 г-кал.	

густого, плотного облака в 11 ч. 12 м.—14 м. еще в большей степени задерживает и прекращает действие солнечной радиации, что вызывает быстрое падение температуры всех органов растения.

В 11 ч. 15 м. облако рассеивается, и в течение первой же минуты солнечная лучистая энергия вновь абсорбируется растением, температура которого быстро повышается. Надвинувшееся облако в 11 ч. 19 м. снова несколько задерживает повышение температуры. В 11 ч. 20 м., после того как небо становится ясным, облака рассеиваются, температура растения снова повышается, достигая своего максимума для всех органов, примерно около 11 ч. 39—40 м., т. е. после 20 минутного непрерывного воздействия лучистой энергии. Находящее облако в 11 ч. 40 м. вновь понижает t° в первую же минуту, и затем уже после рассеивания облаков ход температурных кривых остается более-менее равномерным, несколько нарушаясь при отдельных порывах ветра.

В данном опыте выясняется, что при всех равных условиях, облачности, ветра, солнечной радиации при ясном небе, различные органы нагреваются и охлаждаются неодинаково. T° бутона 1-ой стадии (№ 1) держится несколько ниже, чем t° бутона 2-ой стадии (№ 2). Нужно думать, что меньшая поверхность бутона 1-ой стадии и меньшие углы падения солнечных лучей вызывают и меньшую нагреваемость последнего. T° бутона 1-ой стадии достигает максимума в 11 ч. 26 м., когда она = 36,7° при t° воздуха = 29,8°. T° бутона 2 стадии достигает максимума в 11 ч. 37 м. и = 38,6° при t° воздуха = 30°. Высокой степени нагревания достигает плод на свету (№ 4), когда t° в 11 ч. 38 м. = 39,4° при t° воздуха = 29,9°. T° плода в тени (№ 3) держится ниже температуры плода на свету, в среднем на 5—6°; максимальная его t° = 35,0° в 11 ч. 49 м. При облачности t° обоих плодов, на свету и в тени, сравниваются, как то видно из кривой. Из всех предыдущих частей растения наиболее низко держится t° стебля на свету (№ 5); t° последнего достигает максимума в 11 ч. 37 м. и = 36,5° при t° воздуха = 30°.

Повидимому проходящие токи сока по стеблю вносят все время охлаждающее влияние и задерживают повышение t° последнего.

Кроме того, в данном опыте, как и в предыдущем, различная степень угла освещения должна иметь значение при интенсивности нагревания. Плод и бутон 2-ой стадии, обладающие большей поверхностью, абсорбируют и большее количество падающих лучей. Стебель с малой, округлой поверхностью поглощает гораздо меньше солнечной энергии. Облачность понижает и сравнивает температуру всех органов и частей растения.

Отсюда мы видим, что фактор облачности играет большую роль в температурном режиме растений, как всякое затенение, задерживающее непосредственное падение прямых солнечных лучей. Охлаждение всех органов в тени происходит путем излучения тепла, которое пропорционально разности температуры растения и окружающего воздуха, путем теплопроводности, конвекции и транспирации.

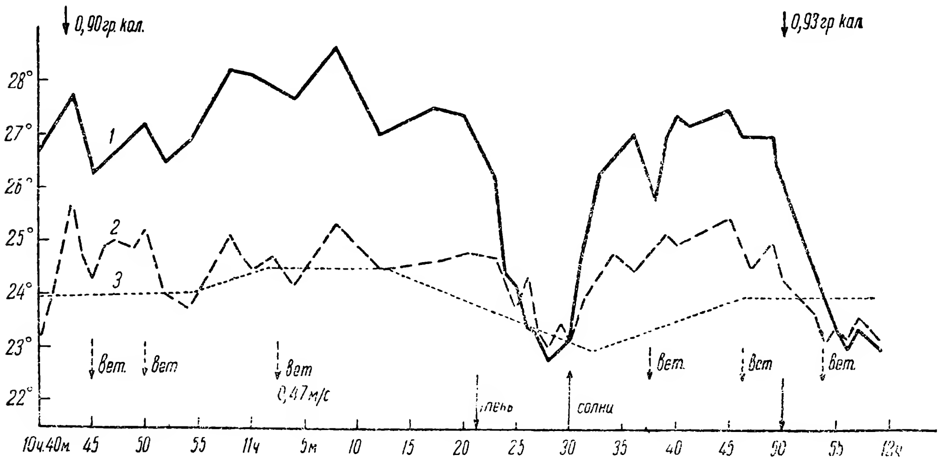
3. Значение угла падения солнечной радиации на температуру растений

В работе над влиянием солнечной радиации на температуру растений пустыни Кара-кумы (Соколовская, 1932), мною уже отмечалось, что в температурном режиме растений пустыни большое значение имеет тот угол, под которым направлены части и органы растений к падающим солнечным лучам. В полдень, когда солнечные лучи падают почти перпендикулярно к земной поверхности, возможность перегревания растений очень велика, особенно в условиях Средне-Азиатской пустыни. Для защиты от действия перегрева прямыми солнечными лучами у растений пустыни вырабатываются различные приспособления. Одним из таких приспособлений являются, с одной стороны, почти полная редукция листовых пластинок, когда сам стебель берет на себя функцию листа, с другой стороны, стебли большинства растений пустыни направлены преимущественно вверх, и лучи полуденного солнца падают под острыми углами.

К такому роду приспособлений можно также отнести и явления защитных движений фотометрических листьев, когда листья изменяют свое положение в зависимости от направления падающего света. Это наблюдается, напр. у ели *Picea excelsa* Link., у которой на побегах, находящихся в тени, хвоя направлена во все стороны безразлично, тогда как на ярко освещенных побегах она приподнята кверху. К числу таких же защитных приспособлений относится также явление определенного положения листовых пластинок по отношению стран света, наблюдаемое у так называемых компасных растений, как *Lactuca scariola* L.

Для точного выяснения вопроса о тепловом действии солнечного света, падающего под различными углами, мною был поставлен опыт над дроком *Spartium junceum* L. Это растение обладало рядом преимуществ для постановки данного опыта. Прежде всего дрок теряет листья, и стебель, остающийся зеленым, берет на себя функцию листа; кроме того, удобство заключалось и в том, что можно было выбрать стебли одинакового диаметра, которые были направлены под различными углами.

Угол падения солнечных лучей определялся угломером. Напряженность солнечной радиации, падающей под различными углами, учитывалась пиранометром Калитина. Интенсивность солнечной радиации при горизонтальном положении пиранометра в течение опыта была более-менее одинакова, т. е. в начале опыта она $=0{,}9$ *г*-кал., в конце опыта $=0{,}93$ *г*-кал. Солнечная радиация при падении на поверхность пиранометра в плоскости расположения веток дрока дала следующие величины: под прямым углом в 90° интенсивность солнечной радиации$=1{,}23$ *г*-кал., под углом в 35° инт. солн. рад.$=0{,}70$ *г*-кал.; при 0° $=0{,}09$ *г*-кал. Движение воздуха (ветер), от влияния которого не удалось совершенно изолировать данный опыт, определялось анемометром.



Кривая № 3. Кривые температуры веток дрока, *Spartium junceum* L. при различных углах падения солнечной радиации. 1 — t° при падении под углом в 90°; 2 — то же под углом в 0°; 3 — t° воздуха.

№ 3. Temperaturkurven von *Spartium junceum* Zweigen: 1 — bei einen Winkel von 90°; 2 — bei einem Winkel von 0°; 3 — Temperatur der Luft.

Опыты № 3 и № 4 были произведены одновременно, но для большей ясности они мною выделены для иллюстрации результатов в 2 отдельных кривых и таблицах.

Опыт № 3. Одна из веток (№ 1) была направлена под углом в 90°, перпендикулярно к падающим солнечным лучам; другая ветка (№ 2) была направлена под углом в 0°, т. е. параллельно падающим солнечным лучам. Длительность опыта $=1$ часу; отсчеты производились через каждые 2 — 3 минуты.

Кривая и 3 табл. 3 демонстрируют данные этого опыта, из которого видно, что t° ветки, направленной под углом в 90° (№ 1), повышается в среднем на 3—4° выше температуры воздуха, и максимально на 3,5° выше температуры ветки, направленной под углом в 0° (№ 2): так, напр., в 11 ч. 5 м. t° ветки № 1 $=28{,}6°$ при температуре окружающего воздуха $=24{,}5°$, в то время, как температура ветки № 2 $=25{,}3°$.

ТАБЛИЦА 3

	1	2	±	3		
10 ч. 40 м.	26.7°	23,2°	3,5°	24,0°		
„ „ 43 „	27,7	25,7	2,0			
„ „ 45 „	26,3	24,3	2,0			Слаб. ветер
„ „ 46 „	27,3	24,9	2,4			Тихо
„ „ 47 „	27,3	25,0	2,3			„
„ „ 49 „	27,7	24,9	2,8			„
„ „ 50 „	27,2	25,2	2,0			Слаб. ветер
„ „ 52 „	26,5	24,0	2,5			
„ „ 54 „	26,9	23,8	3,1			„ „
„ „ 56 „	27,5	24,4	3,1			Тихо
„ „ 58 „	28,2	25,1	3,1			
11 „ — „	28,1	24,6	3,5			„
„ „ 2 „	27,9	24,8	3,1	24,5°		„
„ „ 4 „	27,7	24,2	3,5			Ветер = 0,47 м/с
„ „ 6 „	28,3	24,8	3,5			
„ „ 8 „	28,7	25,3	3,4			
„ „ 12 „	27,0	24,5	2,5	24,5°		
„ „ 13 „	27,4	24,7	2,7			
„ „ 17 „	27,5	24,7	2,8			
„ „ 21 „	27,4	24,8	2,6			
„ „ 23 „	26,3	24,7	1,6		Тень ↓	
„ „ 24 „	24,5	24,0	0,5			
„ „ 25 „	24,3	23,8	0,5			
„ „ 26 „	23,4	24,4	—1,0			
„ „ 27 „	23,3	23,3	0,0			
„ „ 28 „	22,8	23,0	—0,2			
„ „ 29 „	23,1	23,5	—0,4			
„ „ 30 „	23,1	23,2	—0,1			
„ „ 31 „	24,6	23,8	0,8	23,0°	Свет ↓	
„ „ 32 „	25,6	24,2	1,4			
„ „ 33 „	26,3	24,8	1,5			
„ „ 34 „	26,0	24,8	1,2			
„ „ 36 „	27,1	24,5	2,6			
„ „ 38 „	25,9	24,7	1,2			Слаб. ветер
„ „ 39 „	26,9	25,2	1,7			
„ „ 40 „	27,4	25,0	2,4			
„ „ 41 „	27,2	25,0	2,2			
„ „ 44 „	27,0	25,3	1,7			
„ „ 45 „	27,5	25,5	2,0	24,0°		
„ „ 46 „	27,0	24,6	2,4			Порыв ветра
„ „ 47 „	27,0	24,5	2,5			
„ „ 49 „	27,0	25,4	1,6			
„ „ 50 „	26,1	24,3	1,8		Тень ↓	
„ „ 51 „	24,1	23,8	0,3			
„ „ 52 „	23,8	23,8	0,0			
„ „ 53 „	23,5	23,7	—0,2			
„ „ 54 „	23,1	23,1	0,0			Слаб. ветер
„ „ 55 „	23,4	23,4	0,0			
„ „ 56 „	23,0	23,2	—0,2			
„ „ 57 „	23,4	23,6	—0,2			
„ „ 59 „	23,0	23,2	—0,2			

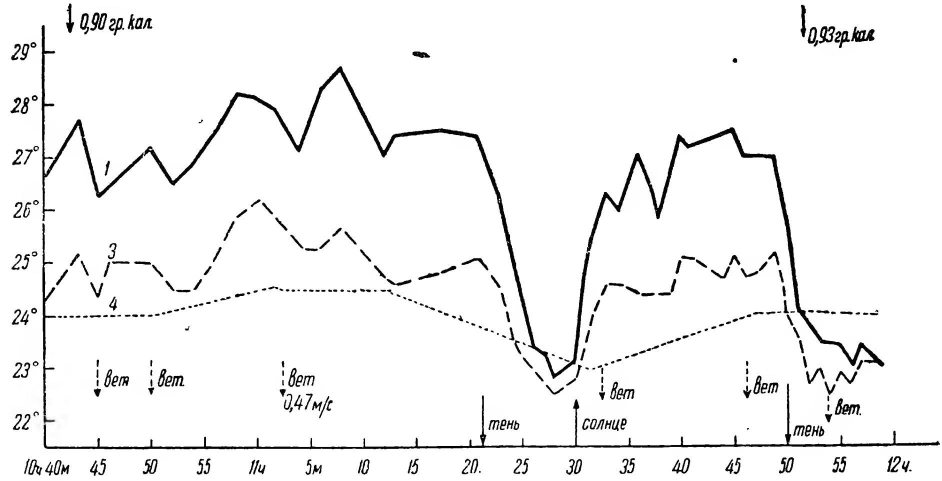
К этому надо добавить, что при круглой поверхности веток дрока фактически лишь узкая поверхность подвергается действию перпендикулярно падающих лучей, боковые, закругленные поверхности веток поглощают гораздо меньшее количество солнечной радиации, так как угол падения к боковой поверхности быстро уменьшается до 0°. T° ветки № 2, направленной под углом в 0°, приближается к t° окружающего воздуха, так как лучи, идущие параллельно направлению

ТАБЛИЦА 4

	1	3	±	4		
10 ч. 40 м.	26,7°	24,3°	2,4°	24,0		
„ „ 43 „	27,7	25,2	2,5			
„ „ 45 „	26,3	24,4	1,9			Ветерок
„ „ 46 „	27,3	25,0	2,3			Тихо
„ „ 47 „	27,3	25,0	2,3			„
„ „ 49 „	27,7	25,0	2,7			„
„ „ 50 „	27,2	25,0	2,2			Ветерок
„ „ 52 „	26,5	24,5	2,0			
„ „ 54 „	26,9	24,5	2,4			„
„ „ 56 „	27,5	25,1	2,4			Тихо
„ „ 58 „	28,2	25,9	2,3			
11 „ — „	28,1	26,2	1,9	24,5		
„ „ 2 „	27,9	25,8	2,1			
„ „ 4 „	27,7	25,3	2,4			Ветер = 0,47 м/с
„ „ 6 „	28,2	25,3	2,9			
„ „ 8 „	28,7	25,7	3,0			
„ „ 12 „	27,0	24,7	2,3	24,5		Тихо
„ „ 13 „	27,4	24,6	2,8			
„ „ 17 „	27,5	24,8	2,7			
„ „ 21 „	27,4	25,1	2,3			
„ „ 23 „	26,2	24,5	1,7		Тень ↓	
„ „ 24 „	24,4	23,6	0,8			
„ „ 25 „	24,2	23,2	1,0			
„ „ 26 „	23,4	23,0	0,4			
„ „ 27 „	23,3	22,7	0,6			
„ „ 28 „	22,8	22,5	0,3			
„ „ 29 „	23,1	23,0	0,1			
„ „ 30 „	23,1	22,8	0,3			
„ „ 31 „	24,6	23,6	1,0	23,0	Солнце ↓	
„ „ 32 „	25,6	24,1	1,5			
„ „ 33 „	26,3	24,6	1,7			
„ „ 34 „	26,0	24,6	1,4			
„ „ 36 „	27,0	24,4	2,6			
„ „ 38 „	25,9	24,4	1,5			Ветерок
„ „ 39 „	26,9	24,7	2,2			
„ „ 40 „	27,4	25,1	2,3			
„ „ 41 „	27,2	25,1	2,1			
„ „ 44 „	27,0	24,7	2,3	24,0		
„ „ 45 „	27,5	25,1	2,4			
„ „ 46 „	27,0	24,7	2,3			Порыв ветра
„ „ 47 „	27,0	24,8	2,2			
„ „ 49 „	27,0	25,2	1,8			
„ „ 50 „	26.1	24,0	2,1		Тень ↓	
„ „ 51 „	24,1	23,6	0,5			
„ „ 52 „	23,8	22,7	1,1			
„ „ 53 „	23,5	23,0	0,5			
„ „ 54 „	23,1	22,4	0,7			Ветерок
„ „ 55 „	23,4	22,9	0,5			
„ „ 56 „	23,0	22,7	0,3			
„ „ 57 „	23,4	23,1	0,3			
„ „ 59 „	23,0	23,1	— 0,1			

ветки, не поглощаются и не вызывают значительного нагревания. В 11 ч. 21 м. обе ветки были затенены, и t° обеих веток понизилась в первую же минуту экспозиции в тени на 1,2° у ветки № 1 и на 0,1° у ветки № 2. T° сравнялась и после 7—8 мин. экспозиции: t° ветки № 1 = 22,8°, t° ветки № 2 = 23, 0° при t° окружающего воздуха = 23,3°. Отдельные моменты понижения кривых вызывались легкими порывами ветра. При затенении t° веток в тени держалась ниже t° окружающего воздуха.

Опыт 4. Одна ветка, как в предыдущем опыте, находилась под углом в 90° (№ 1), другая ветка была направлена под углом в 35° (№ 3). Температура ветки № 1 под углом в 90° повышалась на 3-4° по сравнению с окружающим воздухом на 2,8° максимально, по сравнению с температурой ветки, находящейся под углом в 35°. Ветка (№ 3) под углом в 35° нагревалась несколько больше, чем ветка под углом в 0°, оставаясь однако ниже температуры ветки под углом в 90° (№ 1). Так, t° ветки № 1 в 11 ч. 5 м. = 28,7° ; t° ветки № 3 = 24,5°, при



Кривая № 4. Кривые температуры веток дрока, *Spartium junceum* L. при различных углах падения солнечной радиации. 1 — t° при падении под углом в 90°; 2 — то же под углом в 35°, 3 — t° воздуха.

№ 4. Temperaturkurven von *Spartium junceum* Zweigen: 1 — bei einem Winkel von 90°; 2 — bei einen Winkel von 35°, 3 — Temperatur der Luft.

температуре окружающего воздуха, равной 24,5°. Затенение, как это было отмечено и для предыдущего опыта, понижает температуру обеих веток, находящихся под различными углами освещения (кривая 4 и табл. 4).

Таким образом, данные опытов указывают на то большое значение, которое имеет угол падения солнечной радиации в температурном режиме растений.

Опыт 5. Значение различных углов падения солнечных лучей еще резче выявляется на частях и органах растения с большой поверхностью нагревания, как это видно из данного опыта над листьями и плодами каперца. При помощи плоского термоэлемента, переделанного для определения температуры растения на его поверхностях, мною и был произведен данный опыт, результаты которого сведены в таблице 5.

Из таблицы мы видим, что изменение угла падения солнечной радиации влечет за собою изменения в напряжении последней, а это в свою очередь связано с изменением температуры листа. Величина последней уменьшается с уменьшением угла падения лучистой энергии.

Так, при угле падения солнечной радиации в 90° t° листа = 30,3 °, при угле падения в 10° t° листа = 25,6° . Затенение листа, независисимо от напряжения солнечной радиации, понижает t° , и в данном опыте она = 21,7° . Пластинка листа каперца, как и других растений,

ТАБЛИЦА 5

Угол падения солнечной радиации на лист	Напряжение солнечной радиации в г-кал. под соотв. углами падения на лист	Температура листа каперца	Температура воздуха	Разница темпер. листа и воздуха
90°	1,23	30,3°	22,8°	+ 7,5°
80°	1,11	29,2°	„	+ 6,4°
40°	0,83	26,8°	„	+ 4,0°
40°	0,63	26,5°	„	+ 4,3°
30°	„	25,5°	„	+ 2,7°
10°	0,17	25,6°	„	+ 2,8°
В тени	—	21,8° 21,7°	—	— 1,0° — 1,0°

не представляет однако абсолютно горизонтальной поверхности, направленной под одним и тем же углом к солнечным лучам; как видно из нижеприведенных данных, температура различных точек одного и того же листа может варьировать.

Опыт № 6.

Температура части листа, расположенного под углом около 80° (точка № 1) . . . . 31,3°

Температура части того же листа, противоположной точке № 1, с теневой стороны . . . . 27.8°

Разница температур . . . . 3,5°

Температура части листа, расположенного под углом около 45° . . 29,1°

Температура части листа, противоположной точке № 2, с теневой стороны . . . . 28,6°

Разница температур . . . . 0,5°

Опыт № 7. При определении температуры различных точек плода каперца точно также выявляется различие t° в зависимости от угла падения лучей света, как видно из таблицы 6

ТАБЛИЦА 6

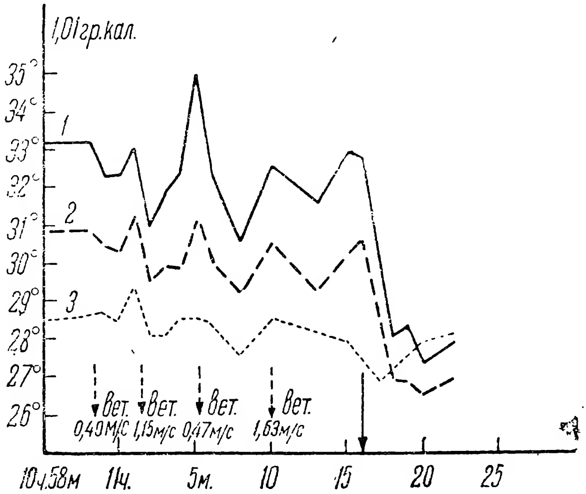
Угол падения солнечной рад.	Напряжение солнечной рад. в г-кал. под соответств. углом	Температура плода	Температура воздуха
90°	1,23 г-кал.	34,3°	22,0°
„	„ „	35,2°	
В тени	—	31,6°	
80°	1, 11 „	33,5°	„
В тени	—	30,1°	„

Отсюда мы видим, что не только отдельные органы, как видно было из опыта № 2, но и различные части одного и того же органа, как в опыте № 1, обращенные под различными углами, получают не в одинаковой степени лучистую энергию, следствием чего и является наблюдаемая диференцировка в температуре различных органов и частей растения. А такая разность в температурах в одном и том же органе может вызвать и неодинаковую силу протекающих в данный момент физиологических процессов.

4. Влияние транспирации на температуру растений

Действие солнечной радиации не есть, повидимому, простое физическое воздействие падающей лучистой энергии, вызывающей нагревание, а неизбежно в свою очередь связано с теми физиологическими процессами, которые происходят в растительном организме.

Так в опыте №8 выясняется действие солнечной радиации на засохшую и живую (ассимилирующую) ветку дрока *Spartium junceum* L. Данные приведены на кривой 5 и в таблице 7, из которых видно, что сухая ветка (№1) нагревалась максимально до 35,0° при t° окружающего воздуха = 28,5°, т. е. была на 6,5° выше t° воздуха. Живая ветка (№2) в то же время (в 11 ч. 5 м.) нагревалась до 31,0° при той же температуре воздуха, равной 28,5°, и таким образом была только лишь на 2,5° выше t° воздуха. Разница температур живой и сухой ветки в данный момент достигала 4° С. Как всякое физическое тело, сухая ветка поглощает солнечную энергию, претворяющуюся в тепловую, легко отдает последнюю при прекращении доступа солнечной радиации, что и видно из данного опыта. При затенении обеих веток в 11 ч. 15 м. t° сухой ветки понизилась в течение 2 минут на 5°, в то время как t° живой ветки в течение этого же времени понизилась на 3,5°. Очевидно, t° живой ветки регулируется процессом транспирации. Вследствие большой скрытой теплоты парообразования, вода при испарении отнимает много тепла от растения и тем самым понижает температуру.



Кривая №5. Кривые температур: 1—сухой ветки дрока; 2 — живой, ассимилирующей ветки; 3 — t° воздуха. № 5. Temperaturkurven: 1 — eines trockenen Zweiges von *Spartium junceum* 2 — eines lebenden (assimilierenden) Zweiges; 3 — Temperatur der Luft.

Еще в работе **Клёма** указывается, что транспирация вызывает понижение температуры у растений. Также в работе **Коплэнд** (Copeland, 1932), посвященной как-раз значению транспирации при нагревании растения, указывается на то же самое. Правда, автор пользовался при определении температуры неточным методом определения температуры при помощи ртутного термометра; тем не менее, он устанавливает, что t° растений в его опытах повышалась до 10° по сравнению с t° воздуха.

Процесс же транспирации, определявшийся им кобальтовым методом, значительно ограничивает процесс нагревания у растений и вызывает понижение температуры у последних.

Не имея возможности при сложности постановки всех данных опытов производить одновременно учет транспирации весовым методом, как наиболее точным, я пользовалась способом далеко не точным, но во всяком случае позволяющим учесть наличие процесса транспирация и отсутствие последнего. Это — способ смазывания одной из поверхностей листа слоем вазелина. Опыт по выяснению влияния процесса транспирации на температуры растения был поставлен на листьях каперца и на виноградных листьях.

ТАБЛИЦА 7

	1	2	3	Интенсивность солнечной радиации	Движение воздуха
10 ч. 58 м.	33,2°	30,9°	23,6°	=1,01 г-кал.	
„ „ 59 „	32,3	30,5	28,7		Вет.=0,40 метр/сек.
11 „ — „	32,3	30,3	28,5		
„ „ 2 „	31,0	29,5	28,1		„ =1,15 „
„ „ 3 „	32,0	30,0	28,1		
„ „ 4 „	32,5	29,9	28,5		
„ „ 5 „	35,0	31,2	28,5		„ =0,47 „
„ „ 6 „	32,4	30,1	28,4		
„ „ 8 „	30,6	29,2	27,6		
„ „ 10 „	32,5	30,5	28,5		„ =1,63 „
„ „ 13 „	31,6	29,2	25,8		
„ „ 15 „	32,9	30,2	27,9		
„ „ 16 „	32,8	30,6	28,3	Тень	
„ „ 18 „	28,1	26,9	29,4		
„ „ 19 „	28,3	26,8	27,9		
„ „ 20 „	27,4	26,5	28,2		
„ „ 21 „	28,3	26,8	28,4		
„ „ 22 „	27,9	26,9	28,1		

Были взяты 3 пары листьев каперца одинакового размера, обращенных под одинаковым углом = 80° к солнечным лучам. Нижняя поверхность одного из листьев каждой пары смазывалась слоем вазелина, другой лист оставался не смазанным. Определения температуры производились прикладыванием термоспаев к наружной стороне, обращенной к падающим лучам. Таких пар листьев было взято три, причем над 1-ой и 3-ей парой опыт был повторен. Данные приведены в таблице 8, из которой очевидно, что температура листьев, смазанных вазелином, поднимается выше температуры листьев, не смазанных вазелином.

ТАБЛИЦА 8

	Температура листьев			Температура воздуха
	1 пара листьев	2 пара	3 пара	
Смазанные вазелином	32,3°	32,6°	30,9°	22,8°
Не смазанные вазелином	29,7°	30,8°	25,8°	„
Разница	+2,6°	+1,8°	+5,1°	
Смазанные вазелином	31,7°		30,5°	
Не смазанные вазелином	28,1°		26,0°	
Разница	+3,6°		+4,5°	
Смазанные вазелином	33,5°		31,4°	
Не смазанные вазелином	29,5°		28,1°	
Разница	+4,0°		+3,3°	

Разница в температурах листьев, смазанных вазелином и не смазанных, наблюдается и в опытах с виноградными листьями. В данном случае были взяты три листа. У листа 1-го и 2-го смазывалась половина листа до главной жилки, как изображено это схематично на рис. 2; у листа 3-го смазывались отдельные лопасти листа (рис. 3).

В одном опыте (опыт № 10) определения температуры производились в различных ассиметричных точках наружной поверхности листа. В другом случае (опыт № 11) точки определения температуры были совершенно симметричны по отношению к средним жилкам.

ТАБЛИЦА 9

(Опыт № 10)

	Температура ассиметричных точек листа						Средняя	
T° листа, смазанного вазелином	33,1°	34,2°	32,5°	33,2°	35,2°	35,4°	33,9°	I лист
T° листа, не смазанного вазелином	29,8°	30,5°	30,8°	30,7°	31,0°	31,3°	30,6°	
Разница температур .	3,3°	2,7°	1,7°	2,5°	4,2°	4,1°	3,3°	
T° листа, смазанного вазелином	33,2°	32,5°	32,3°	33,0°	32,6°	—	32,7°	II лист
T° листа, не смазанного вазелином	29,0°	29,3°	30,9°	31,4°	31,7°	—	30,4°	
Разница температур .	4,2°	3,2°	1,4°	1,6°	0,9°	—	2,3°	
T° лопасти листа (a), смазанной вазелином .	34,7°	35,1°	35,6°	36,2°	—	—	35,4°	III лист
T° лопасти листа (b), не смазанной вазелином	30,8°	31,7°	32,1°	31,1°	—	—	31,4°	
Разница тамператур .	3,9°	3,4°	3,5°	5,1°	—	—	4,0°	
T° лопасти листа (c), смазанной вазелином .	35,0°	33,6°	32,6°	33,8°	—	—	33,2°	
T° лопасти листа (d), не смазанной вазелином	31,0°	31,1°	32,4°	32,0°	—	—	31,5°	
Разница температур .	4,0°	2,5°	0,2°	1,8°	—	—	1,7°	

ТАБЛИЦА 10

Опыт № 11

	Температура симметричных точек листа						Средняя	
T° листа, смазанного вазелином	32,1°	31,2°	32,7°	33,8°	32,7°	31,3°	32,3°	I лист
T° листа, не смазанного вазелином. . . .	29,4°	29,7°	30,3°	32,4°	31,0°	30,3°	30,5°	
Разница температур	2,7°	1,5°	2,4°	0,6°	1,7°	1,0°	1,8°	
T° листа, смазанного вазелином	30,3°	33,6°	32,1°	32,4°	32,5°	—	31,7°	II лист
T° листа, не смазанного вазелином . . .	29,4°	30,7°	39,6°	31,3°	31,3°	—	30,6°	
Разница температур	0,9°	0,9°	1,5°	1,1°	1,2°	—	1,1°	
T° лопасти листа (a), смазанной вазелином .	32,2°	33,9°	33,0°	34,9°	—	—	33,5°	III лист
T° лопасти листа (d), не смазанной вазелином	30,6°	30,6°	29,8°	32,2°	—	—	30,8°	
Разница температур	1,6°	3,3°	3,2°	2,7°	—	—	2,7°	

Как видно из таблиц 9 и 10, t° листьев, смазанных вазелином, была во всех случаях выше температуры листа или доли листа, не смазанной вазелином. Кроме того, и в данном опыте выясняется, что тем-

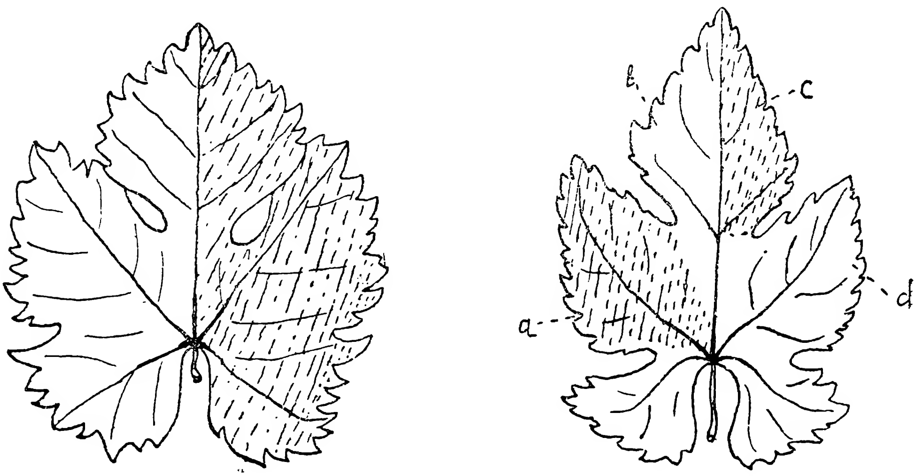


Рис. 2 и 3. Лист винограда. 2—Половина листа до главной жилки смазана вазелином. 3—Лопасти *a* и *c* смазаны вазелином, лопасти *b* и *d* не смазаны вазелином.

пература различных точек как ассимметричных, так и строго симметричных на одной и той же поверхности листа варьирует, причем температура одной точки определения может не соответствовать другой точке определения.

Суточный ход температуры у *Salsola brachyata*

Различие в температурах можно было установить и у различных экземпляров одного вида, как видно из опыта № 12.

Опыт 12. Данный опыт был поставлен для выявления суточного хода температуры у двух кустов солянки *Salsola brachyata* и одновременно суточного хода интенсивности солнечной радиации. Общая длительность опыта = 12 ч. 20 м., причем отсчеты производились через каждые 5 минут. Показания пиранометра, которым определялось напряжение солнечной радиации, отмечались через каждый час, иногда через $1^1/_2$ часа. Сила ветра учитывалась анемометром.

Для данного опыта были взяты два куста солянки, которые росли рядом в небольшом углублении. У каждого из кустов один термоэлемент был вколот в лист освещенный, другим определялась температура листа, находившегося в тени. Температура воздуха в непосредственной близости от каждого куста определялась ртутным термометром; температура окружающего воздуха определялась термоэлементом на высоте $^1/_2$ *м* от почвы. Данные опыта сведены в кривую № 6 и таблицу 11.

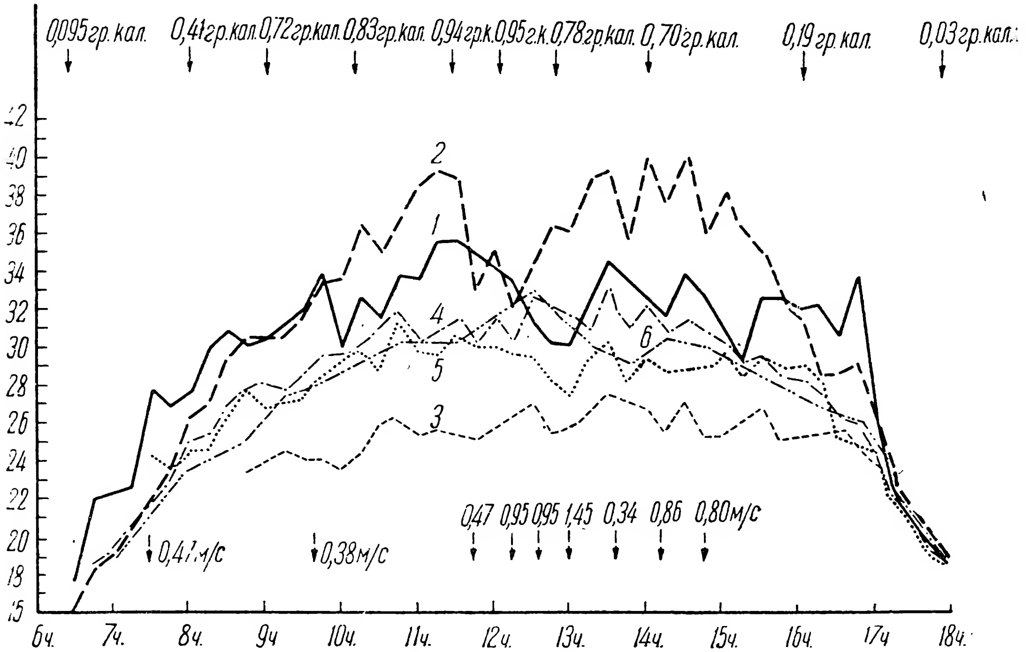
При начале опыта куст № 1 был несколько освещен косыми лучами восходящего солнца (опыт был начат в 6 ч. 20 м): куст № 2 находился в тени примерно до 7 ч. 30 м. После этого часа и он начал освещаться, что вызвало подъем температуры, которая до тех пор приближалась к t° воздуха и к t° частей, находившихся в тени (№ 2). В дальнейшем подъем температуры освещенной части куста № 2 значительно более высокий, чем освещенной части куста № 1. Температура куста № 2 в 11 ч. 30 м. = 38,5°, тогда как t° куста № 1 в это же время = 35,8°.

Температура частей, находившихся в тени у обоих кустов, была довольно близка и держалась ниже t° освещенных частей.

Отмечалось довольно высокое стояние температурной кривой освещенных частей у куста № 2, в промежуток времени от 13 ч. до 15 ч. 30 м.

и затем постепенное снижение температуры после этого часа. Понижение температуры еще более усиливается после захода солнца в 17 часов 12 минут. (В этот час на площадку, где производился опыт, легла тень от соседней горы, за которую скрылось солнце).

Отдельные резкие понижения в 11 ч. 35 м., в 12 ч. 30 м. и др. моменты понижений обусловлены порывами ветра, который и вызывает снижение температуры. Отмеченное общее высокое стояние t° у куста № 2 может быть объяснено тем обстоятельством, что, находясь рядом с кустом № 1, оба куста очутились в несколько иных микроклиматических условиях. Куст № 2 находился больше в глубине и меньше подвергался охлаждающему действию ветра (меньше обвевался ветром); в то же время куст № 1 находился ближе к стороне, на более открытом пространстве, больше обвевался ветром, и, повидимому, следствием этого и явился наблюдающийся более низкий ход температурной кривой у данного куста № 1.



Кривая № 6. Суточный ход температуры у *Salsola brachyata* L. 1 — t° освещенного листа у 1-го куста; 2 — t° освещенного листа у 2-го куста; 4 — t° листа в тени у 2-го куста; 6 — t° листа в тени у 1-го куста; 3 — t° окружающего воздуха

№ 6. Tagesverlauf der Temperatur bei *Salsola brachyata*. L. 1 — t° von beschienenem Blatt am 1-sten Strauch; 2—t° von beschienenem Blatt am 2-ten Strauch; 4—t° des Blatts im Schatten am 2-ten Strauch; 6—t° des Blattes im Schatten am 1-sten Strauch; 3—Temperatur der Luft.

При установлении суточного хода солнечной радиации видно, что интенсивность последней меняется в зависимости от часа дня и от высоты солнечного стояния. Максимума своего напряжение солнечной радиации достигает в 12 часов дня, когда в данном опыте напряжение солнечной радиации = 0,95 г-кал; в 12 ч. 30 м. напряжение солнечной радиации начинает уменьшаться = лишь 0,70 г-кал.; при этом уменьшение интенсивности солнечного света идет гораздо быстрее, чем понижение температуры растений и температуры окружающего воздуха.

Наблюдающееся уменьшение напряжения солнечной радиации находится в связи с условиями атмосферы в данный момент.

Как отмечалось мною для пустыни Кара-кумы, там точно также наблюдалось понижение интенсивности солнечной радиации в после-

ТАБЛИЦА 11

	1	2	3	4	6	T° воздуха I град.	T° воздуха II град.	Интенсивность солнечн. радиации в г-кал.	Скорость ветра. Куст № 1. Куст № 2
6 ч. 20 м.	23,9°	20,0°						=0,095 г-кал.	
„ „ 42 „	22,1	18,3							
7 „ — „	22,3	19,0		19,3					
„ „ 16 „	22,7	20,6		20,6					
„ „ 33 „	26,8	23,6		22,2	22,8			= 0,32 г-кал.	0,47 метр/сек.
„ „ 45 „	26,9	23,8		23,0	23,9				Тихо Тихо
8 „ 5 „	27,5	26.5		25,1	24,6	25,5°	23,8°	= 0,41 г-кал.	
„ „ 15 „	29,8	27,1		25,4	24,8				
„ „ 30 „	30,8	29,3		27,0	26,4	27,0°	25,0°		
„ „ 45 „	30,0	30,6		27,9	27,7				
9 „ — „	30,3	30,5	23,6	28,2	26,8				
„ „ 15 „	31,1	30,6	24,7	27,9	27,1			= 0,72 г-кал.	
„ „ 30 „	32,0	31,6	24,3	28,7	27,3				
„ „ 40 „	33,9	33,4	24,2	29,6	28,4				0,38 м/с
10 „ — „	29,9	33,6	23,6	30,2	29,4				Тихо
„ „ 15 „	32,6	36,4	24,6	30,1	29,9	21,0°	27,1°	= 0,83 г-кал.	
„ „ 35 „	31,7	35,1	26,0	31,4	28,7				
„ „ 45 „	33,8	36,9	26,1	31,8	31,3	30,1°	29,0°		
11 „ — „	33,6	38,6	25,4	30,2	29,9				
„ „ 15 „	35,6	39,4	25,8	30,9	29,6			= 0,94 г-кал.	
„ „ 35 „	35,6	39,0	25,5	31,4	30,6	30,1°	30,5°		
„ „ 45 „	34,8	33,0	25,2	30,2	30,0				0,47 м/с
12 „ — „	34,2	35,2	25,8	31,5	30,0	31,0°	31,8°	= 0,95 г-кал.	0,38 м/с
„ „ 15 „	33,3	32,2	24,8	30,3	29,7				0,95 м/с
„ „ 30 „	31,3	38,7	27,0	32,8	29,5			= 0,78 г-кал.	0,95 м/с
„ „ 45 „	30,2	36,4	25,5	32,1	28,2				1,01 м/с
13 „ — „	30,1	36,2	25,8	31,7	27,4				1,42 м/с 0,09 м/с
„ „ 10 „	29,7	34,4	25,7	30,8	27,5	28,0°	30,2°		0,32 м/с 0
„ „ 30 „	34,4	39,2	27,6	33,2	30,3				0,34 м/с 0
„ „ 50 „	33,7	39,5	—	32,5	34,0				
14 „ — „	32,4	39,9	26,8	32,1	29,5			= 0,70 г-кал.	
„ „ 15 „	31,7	37,5	25,6	30,8	28,6	30,0°	30,5°		0,86 м/с 0,34 м/с
„ „ 30 „	33,9	40,0	27,2	31,5	29,0				0,8 м/с 0
„ „ 45 „	32,7	36,0	25,3	30,9	29,0	29,2°	30,0°		
15 „ — „	31,0	35,5	25,5	30,0	29,5				
„ „ 10 „	31,1	38,7	25,1	29,9	29,3	28,2°	28.5°		0,18 м/с
„ „ 30 „	32,6	34,0	26,9	29.6	29,4				
„ „ 45 „	32,5	32,3	25,2	28,6	28,9	27,8°	28,0°		Тихо
16 „ — „	32,0	31,7	25,3	28,2	29,0				
„ „ 15 „	32,2	28,6	26,5	27,8	28,2				
„ „ 30 „	30,7	28,8	25,9	26,5	25,4	26,0°	26,0°	= 0,19 г-кал.	
„ „ 50 „	27,4	27,8	24,3	24,9	25,0				
17 „ — „	26,6	26,5	24,0	24,5	24,6	23,8°	23,8°		
„ „ 15 „	22,5	22,7	22,9	22,9	22,4				
„ „ 30 „	20,7	21,3	21,1	20,9	21,0				
„ „ 45 „	19,1	19,9	19,9	19,6	19,5	19,8°	19,8°		
18 „ — „	18,4	18,5	19,3	18,9	18,3				
„ 15 „	18,0	18,0	18,9	18,3	17,9	18,7°	18,8°		
„ „ 25 „	17,9	17,9	18,7	18,0	17,8	18,3°	17,9°	= 0,03 г-кал.	

полуденные часы дня. Это явление обусловлено было наступавшей в послеполуденные часы дня сильной запыленностью атмосферы от мельчайших частиц эолового песка, поднимавшегося в воздух при сильном нагревании воздуха, как-раз в эти часы дня. В условиях данного района, на берегу моря в Крыму, вследствие большой нагреваемости, в полдень образуются восходящие токи воздуха с большим количеством водяных паров, которые задерживают, рассеивают и тем самым ослабляют напряжение падающей лучистой энергии, в послеполуденные часы. Последняя начинает понижаться. Сопоставляя суточный ход интенсивности солнечной радиации с суточным ходом температуры растения, можно видеть, что понижение в напряжении солнечной энергии не вызывает однако параллельного понижения температуры растения и окружающего воздуха. В течение 2—3 часов, после наступающего уменьшения в напряжении солнечной радиации, температура растений остается еще в достаточной мере высокой, как это видно из кривой хода температуры у куста № 1 и № 2. Кроме того, как уже указывалось, куст № 2 находился в условиях меньшей обвеваемости ветром. После 4 часов дня температура воздуха начинает постепенно понижаться — разница, образующаяся между температурой растения и температурой окружающего воздуха, влечет за собою и понижение температуры у последнего.

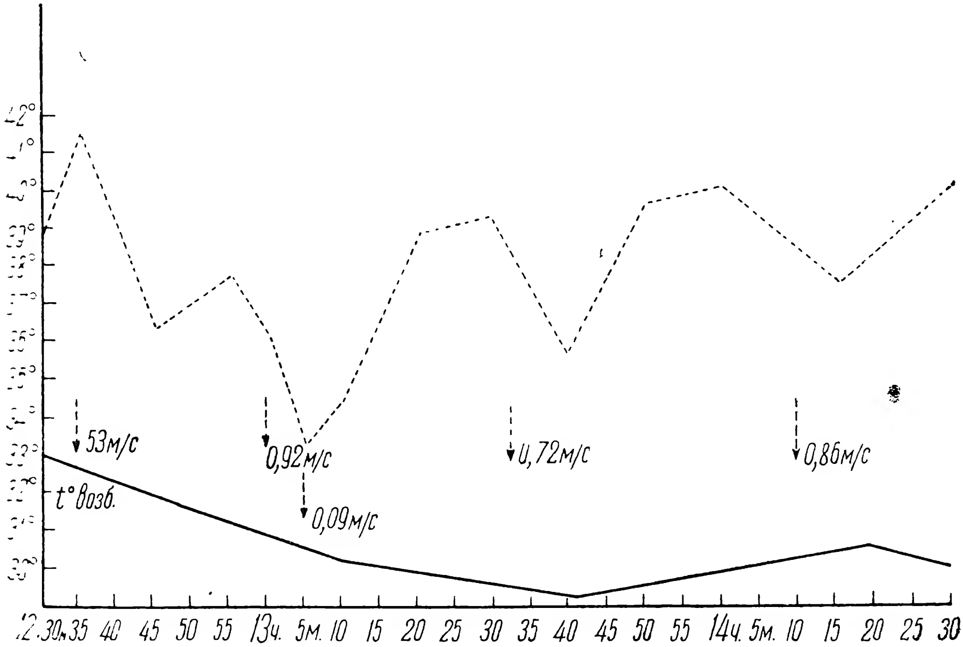
Охлаждение воздуха после захода солнца вызывает быструю теплоотдачу растительным организмом той тепловой энергии, непосредственным источником накопления которой являлась солнечная радиация.

При этом наблюдается параллельное снижение температуры как частей растения, освещавшихся солнечными лучами, так и находившихся в тени.

Роль ветра в температурном режиме растений

На охлаждающее действие ветра указывалось уже в работе Клёма и Гардера. В работе над растительностью пустыни Кара-Кумы мною также отмечалось значение ветра, как фактора, вызывающего конвекционную теплоотдачу растений и понижающего температуру последних. Как показано на кривой № 7 в опыте с *Salsola brachyata* и как неоднократно наблюдалось и в других рассмотренных опытах, роль ветра в температурном режиме растений значительна.

Опыт 13 (кривая № 7) показывает, что даже относительно небольшой силы ветер = 53 метр/сек. в 11 ч. 35 м. вызывает понижение темпе-



Кривая № 7. Кривая температуры при действии ветра.
№ 7. Temperaturkurve bei Wind.

ратуры растения на 3—5° в течение 5—10 минут. При затишье температура растения снова быстро повышается. Новый порыв ветра = =0,92м/с. в 11 ч. 55 м. снова понижает температуру растения на 5° в течение 10 м. и т. д.

Значение ветра, как одного из микроклиматических факторов, хорошо сказывается в опыте № 12 с солянкой, где общий ход суточной кривой у куста № 2, находившегося в условиях меньшей обвеваемости, чем куст № 1, определяется отчасти большим или меньшим действием ветра, как уже указывалось.

7. Заключение

Данные разобранных опытов по изучению теплового действия солнечной радиации, облачности и ветра указывают на ту большую роль, которую играет совокупность микроклиматических факторов в температурном режиме растительного организма. Мы видели, что солнечная радиация, абсорбируемая растительным организмом, вызывает повышение температуры последнего.

Повышение температуры может быть значительным, и иногда превышающим оптимум, и может привести к наступлению смерти от перегревания. Температурный режим растения определяется, с одной стороны, процессами внутри самого организма, главным образом процессом транспирации; с другой стороны, внешняя среда, которая, в сущности, слагается из микроклиматических факторов, является главным регулятором температурного режима растения.

Взаимоотношение растительного организма со средой сложно; но сложен и комплекс микроклиматических факторов. Присутствие в воздухе мельчайших частиц пыли (запыленность атмосферы в пустыне в послеполуденные часы дня, присутствие частиц водяных паров в Крыму)—ослабляет действие лучистой энергии. С другой стороны, данное состояние атмосферы зависит в свою очередь от температуры воздуха и т. д.

Мы видели, что облачность вызывает понижение температуры у растений вследствие задержки падающих прямых солнечных лучей. Таким же фактором, понижающим температуру растений, является движение воздуха или ветер.

Нужно думать, что температурный режим растительного организма, обусловливаемый микроклиматическими факторами, как лучистая энергия, влажность воздуха, облачность и ветер, тесно связан с протекающими в данном организме физиологическими процессами.

В последних работах по изучению процесса фотосинтеза Чеснокова и Базыриной (1932) подчеркивается, „что внешним фактором, определяющим суточную кривую фотосинтеза, является свет“. Кроме того, авторы отмечают зависимость интенсивности процесса фотосинтеза от температуры окружающего воздуха.

Однако полагаю, что при изучении процесса фотосинтеза, дыхания, транспирации необходимо учитывать именно температуру самого растения, или той части растения, физиология которого изучается. Из моих опытов видно, что температура растения может резко отличаться от температуры окружающего воздуха. Нужно думать, что температура самого растения в большей степени может обусловливать фотосинтез, как и другие физиологические процессы, чем температура окружающего воздуха.

Анализ физиологических процессов может быть более правильным, когда он связан с изучением теплового действия солнечной радиации и других микроклиматических факторов на растение.

Точно также и значение морфологических особенностей растений, их приспособительные образования, положение той или иной части растения по отношению к свету, окраска растения, наконец наблюдающаяся изменчивость в окраске цветов и др. особенности, быть может, будут лучше выяснены при изучении действия солнечной радиации и других экологических факторов на растительный организм и реакции организма на воздействие внешней среды.

В заключение пользуюсь случаем выразить свою признательность В. Н. **Сарандинаки** за флористические указания и И. Д. **Стрельникову** за помощь в применении его методики при постановке опытов.

Ленинград 15/XII—1932

Литература

1. **Askenasy** E. Über die Temperature, welche Pflanzen im Sonnenlicht annehmen. Bot. Zeit. 1875, 33. S. 441—444. — 2. **Beek** and **Bergsam**. Elevation de la temperature des fleurs de *Colocasia odorata*. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris 1839, 8. S. 454—455.— 3. **Clum**. H. The effect of transpiration and environmental factors on leaf temperature. I. Transpiration. Am. Journ. Bot. 1926, vol. XIII. 4. — **Clum** H. Light intensity and the relation of transpiration to the thermal death point. Am. Journ. Bot. 1926, vol. XIII. 4. — 5. **Copeland** E. Transpiration by Chaparral and its effect upon the temperature of leaves. Univ. of. California Publicat. in Bot. 1932, vol. 17, №1, pp. 1—21.—6. **Harder** R. Beobachtungen über die Temperature der Assimilationsorgane sommergrüner Pflanzen der algerischen Wüsten. Ztschr. f. Bot. 1930, 23, S. 703—744. — 7. **Harvey** R. Relation the color of bark to the temperature of the cambium in winter. Ecology 1923, 4, 391—394. — 8. **Lundegårdh** H. Der Temperaturfaktor bei CO$_2$-Assimilation und Atmung. Bioch. Zeitschr. 1924. Heft 3—6, S. 194. — 9. **Sassenfeld** M. Temperaturmessungen an Laubblättern. Meteorol. Zeitschr. 1924, S. 392. — 10. **Seybold** A. Untersuchungen über die Transpirationswiderstande und die Temperatur ägyptisch-arabischer Wüstenpflanzen. Planta 1929, S, 270.—11. **Ursprung** A. Die physikalischen Eigenschaften der Laubblätter. Bibl. Bot. 1903, 60): 1—115.—12. **Иванов** Л. А. Солнечная радиация, как экологический фактор Тр. по прикл. бот. и Н. К. 1927/28, т. XVIII, вып. 5.—13. **Калитин** Н. Н. Пиранометр для измерения рассеянной радиации атмосферы. Изв. Г.Г.О. 1930. — 14. **Соколовская** А. Н. К вопросу о действии солнечной радиации на температуру некоторых растений пустыни Кара-Кумы. Печатается в Тр. по прикл. бот. и Н. К., в сборнике работ Репетекской песчаной станции за 1932г. — 15. **Чесноков** В. и **Базырина** Е. Внешняя среда и фотосинтез. Тр. Петергофского биологического ин-та. 1932 № 9. стр. 28.

A. P. SOKOLOWSKAJA

Die Bedeutung der Sonnenausstrahlung und einiger anderer mikroklimatischer Faktoren für das Temperaturregime der Pflanzen

Zusammenfassung

Die Verfasserin untersucht unter Anwendung der thermoelektrischen Methode den Einfluss der Sonnenausstrahlung und einiger anderer mikroklimatischer Faktoren, wie Bewölktheit und Wind, auf die t° der Pflanzen.

Die mit einigen Pflanzen an der Küste der Krim angestellten Versuche (die Arbeit wurde an der Karadag- biologischen Station ausgeführt) gestattet folgende Schlüsse zu ziehen.

1. Indem die von der Sonne ausgestrahlte Energie den pflanzlichen Organismus trifft, wird sie von demselben absorbiert, in Wärmeenergie umgesetzt und ruft eine Erhöhung der t° der Pflanze hervor.

2. Die Temperatur verschiedener Pflanzenteile und Organe kann unter gleichen Verhältnissen der äusseren Umgebung eine verschiedene sein.

Bei Prüfung der Wirkung der Sonnenausstrahlung auf die t° verschiedener Seiten der Frucht von *Capparis spinosa* L. erweist es sich, dass die gegen die darauffallenden Sonnenstrahlen gerichtete Seite der Frucht sich am meisten erwärmt. Die t° dieses Teils steigt maximal um 13°

höher als diejenige der umgebenden Atmosphäre. Die übrigen Seiten erwärmen sich in geringerem Grade und zwar verschieden, je nach dem Einfallswinkel der Sonnenstrahlen.

3. Ebenso ist die t° unter verschiedenen Beleuchtungswinkeln befindlicher Organe von *Capparis* eine ungleiche. So ist die maximale t° der Blütenknospe gleich 38.6° dei einer Lufttemperatur von 30,0°; die t° der Frucht gleich 39.4° bei einer Lufttemperatur von 29,9: die t° des Stengels gleich 36.5° dei Lufttemperatur von 30,0.

Die Frucht und Knospe absorbieren eine grössere Menge auffallender Strahlen, indem sie eine grössere Oberfläche besitzen, wodurch sich auch die grössere Erwärmung dieser Organe im Vergleich zum Stengel erklärt, der eine kleine gewölbte Oberfläche besitzt und offenbar eine geringere Anzahl Strahlen absorbiert.

4. Der Unterschied in der Temperatur verschiedener Teile und Organe der Pflanze wird hauptsächlich durch die Verschiedenheit in den Belichtungsverhältnissen bedingt die ihrerseits von dem Einfallswinkel der Sonnenstrahlen abhängen.

Bei Untersuchung der Bedeutung des Einfallwinkels der Sonnenstrahlen für die t° der Pflanzen erwies es sich, dass ein *Spartium*-Zweig bei einem Winkel von 90°, d. h. perpendikulär zu den einfallenden Strahlen, sich maximal um 3°—4° höher als die umgebende Luft erwärmt, bei einem Winkel von 35° nur um 2,5° und am geringsten bei 60°, d. h. parallel zu den Strahlen. In letzterem Falle nähert sich die Temperatur derjenigen der Luft und steigt durchschnittlich nur um 0,8° höher als dieselbe.

5. Bei Bestimmung der t° eines trockenen und eines lebenden Zweiges *Spartium* erwieses sich, dass ein trockener Zweig sich um 6,5° höher als die umgebende Luft erwärmt, ein lebender (assimilierender) Zweig dagegen um 2.5°. Offenbar wird die t° eines lebenden Zweiges durch den für das Temperaturregime sehr wichtigen Transpirationsprozess reguliert.

6. Bei Bestimmung der t° von *Capparis*-Blättern wurde festgestellt, dass die t° der Blätter, die an der Unterseite mit Vaselin bestrichen waren, stets höher, im Durçhschnitt 3,7°, stieg als bei solchen, die nicht so behandelt waren. Offenbar verläuft bei den nicht mit Vaselin bestrichenen Blättern der auf die t° der Pflanze abkühlend wirkende Transpirationsprozess normal.

7. Von grosser Bedeutung für das Temperaturregime der Pflanzen ist eine Reihe anderer mikroklimatischer Faktoren, wie Bewölkung und Wind.

Wie jede Verdunkelung, hält Bewölkung den Einfall der direkten Sonnenstrahlen auf, was ein Sinken der t° in der Pflanze hervorruft.

Bei Versuchen mit *Capparis* brachte eine Wolke das Fallen der t° durchschnittlich um 2—5° im Laufe einer Minute mit sich. Die Abkühlung der Pflanze bei Bewölkung erfolgt durch Austrahlung von Wärme proportional dem Unterschiede zwischen der Temperatur der Pflanze und derjenigen der Luft.

8. Ebenso ruft Wind eine konvektrische Wärmeabgabe hervor und setzt die Temperatur der Pflanze herab. Nach Versuchen mit *Salsola brachyata* L. sinkt die t° bei schwachem Winde von durchschnittlich 0.57 ms. um 3—5° in 5—10 Miunten. Sobald sich der Wind legt, steigt sie sofort wieder.

Somit ist das Temperaturregime der Pflanze einerseits durch die Sonnenaustrahlung, welche die t erhöht, anderseits durch mikroklimatische Faktoren, wie Bewölkung, Wind, welche sie herabsetzen, bedingt.

Ausserdem muss die Untersuchung der Wärmewirkung der Sonnenausstrahlung mit dem Studium der im Pflanzenorganismus stattfindenden photochemischen Prozessen in Zusammenhang gebracht werden.

ТОМ 18 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР № 5 1933
TOME 18 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS № 5 1933

Л. И. ДЖАПАРИДЗЕ и Н. А. АНЕЛИ

К вопросу об опадании веточек у каркаса (Celtis caucasica Willd.)

С 3 рисунками

(Получено 27/IV 1933)

Явление осеннего опадания плодущих веточек у каркаса (*Celtis caucasica* Willd.), довольно резко бросающееся в глаза, насколько нам известно, является еще не изученным. О наличии этого явления мы находим указание у Сосновского, который говорит, что сбрасывание каркасом своих тяжелых плодов вместе с верхушками годовалых веток, несущими 2—3 листа, необходимо отнести „к попыткам привлечения крыльев к делу распространения зачатков“ [1]. Из результатов наблюдений над этим явлением, приведенных в статье одного из нас [2], видно, что, по мере созревания плодов, веточки, их несущие, начинают отделяться от дерева с легкостью, подобной отделению листьев при листопаде. Каждая такая веточка, помимо плодов, несет на себе несколько листьев, играющих роль паруса, что позволяет плодам, самим по себе лишенным каких-либо летательных приспособлений, рассеиваться далеко от материнского дерева. Такое рассеивание плодов имеет существенное значение при размножении каркаса самосевом, так как в случае опадания тяжелых плодов на почву в пределах кроны материнского дерева, всходы не имели бы достаточно условий для благоприятного развития.

Указанное Савичем [3] обстоятельство, что плоды благодаря их шаровидной форме легко перекатываются по скалам и легко могут проникать в трещины горной породы, имеет уже второстепенное значение, так как может служить лишь дальнейшему распространению плодов, отнесенных от дерева вместе с веткою и при падении отделившихся от нее. Заметим кстати, что Савич, изучавший биологию каркаса, совершенно не отмечает опадания плодущих веточек, между тем как это явление, помимо вышесказанного, представляет интерес еще и как пример одного из этапов развития парусных приспособлений. Эта парусность, у каркаса являющаяся довольно примитивной, у ближайшего его родственника — *Zelcowa crenata* Spach., выражена в более совершенной форме [4] и в еще более совершенной форме у различных видов *Ulmus*, хотя, как видно, усовершенствование парусности и не следует за филогенией этих родов.

---

[1] Сосновский Д. И. Основы ботанической географии. Тифлис, 1928. Изд. Тифл. гос. политехн. института, стр. 10.

[2] Джапаридзе Л. И. Об осеннем опадании плодущих веточек у *Celtis caucasica.* Willd. — печатается в Изв. Тифл. лесо-технич. института.

[3] Савич В. М. К биологии *Celtis caucasica* Willd. и *Ailanthus glandulosa* Desf. Вестн. Тифл. бот. сада. 3 — 4 (42 — 43) 1917, стр. 68.

[4] Сосновский — ibid., а также Курдиани С. Дендрология (на грузинском яз.) Тифлис, 1931, стр. 210.

В настоящей заметке мы приводим данные наблюдений, производившихся с целью изучения механизма опадения плодуших веточек каркаса. Однако, предварительно надо упомянуть о случаях опадения веток — правда, совершенно иного порядка, которые приводятся в литературе. Кюстер (Küster) подрезал побеги у ветви *Populus nigra*, оставляя кусочки их в несколько миллиметров, и такую подрезанную ветку помещал в насыщенное парами праcтранство. Тут в течение нескольких дней оставленные пеньки побегов опадали, причем на месте рубчика он наблюдал образование гипергидрической ткани [1].

Отмечается также явление свободного опадения веток (Zweigabsprünge), по своим анатомическим особенностям подобное нормальному опаданию листьев и предупреждающее отмирание веток на дереве. При таком опадении, встречающемся в процессе самоочищения кроны, в пределах колечка, являющегося легко заметной внешней границей между приростом двух следующих друг за другом лет, образуется чашеобразно вогнутый отделительный слой. Этот слой рассекает кору, древесину и сердцевину, причем растворяются все, даже одревесневшие клеточные оболочки, вследствие чего ветки отпадают [2]. Такие отделяющие слои могут развиться одновременно в нескольких местах, и тогда ветка рассыпается на членики. У Бюсгена (Büsgen) приводится рисунок такой рассыпающейся ветки, а также рисунки раздревесневающей и разрушающейся ткани в разъединяющем слое у дуба.

Более значительным бывает опадение укороченных побегов (Kurztriebe). У тополей и ив, кроме однолетних, изредка опадают шестилетние и более взрослые ветки. Место отделения ветки у дуба и тополей находится у основания ее, а у ив и черемухи выше первого не развившегося листа. Засуха, старость, слабый рост, особенно же на бедных почвах, могут увеличить количество таких опадающих веток (Бюсген).

По Гартигу (Hartig) ежегодно летом можно наблюдать облиственные ветки, лежащие под дубами и тополями, причем исследование даже невооруженным глазом чашеобразно вогнутой поверхности отщепления указывает на непосредственную зависимость этого явления не от внешних, а от внутренних причин [3]. Гартигу известно такое опадение веток только у дуба и тополя, так как у сосны и ели опадение им считается как следствие повреждения животными. Однако, по Гемпелю и Вильгельм (Hempel u. Wilhelm) [4] явление это встречается, помимо сосны, дуба и тополя, еще у ильма, грецкого ореха, ясеня, явора и черемухи. Такое опадание 1—4-летних, часто облиственных веток, которое может увеличиваться от воздействия неблагоприятных условий, предотвращает накопление на дереве мертвых сучьев, дающих повод к поселению вредителей, способствуя, кроме того, прониканию в крону воздуха и света (Бюсген).

Описываемое же нами явление опадения веток у *Celtis caucasica* Willd. приходится рассматривать под иным углом зрения. Здесь опадение безусловно связано в первую голову с процессом расселения вида, при котором попутное очищение кроны является дополнительным. В Тифлисском ботаническом саду часто можно видеть почти совершенно не плодущие экземпляры каркаса и по соседству с ними экземпляры, обильно покрытые плодами. И в то время, как у первых не происходит опадания веток, вторые своими плодонесущими ветками усеивают окрестности. То же наблюдается, когда у одного и того же дерева одна часть кроны несет плоды, другая же совершенно бесплодна.

---

[1] Küster E. Pathologische Pflanzenanatomie. Iena, 1925. S. 74.
[2] Büsgen-Münch. Bau u. Leben unserer Waldbäume, Iena, 1927, S. 30—31.
[3] Hartig Th. Anatomie и Physiologie der Holzpflanzen. Berlin, 1878. S. 191.
[4] Büsgen, ibid.

Как показывают наблюдения, опадание плодущих веток начинается постепенно и продолжается иногда до $2^{1}/_{2}$ месяцев, усиливаясь по мере созревания плодов. При этом опадают и бесплодные веточки, иногда в количестве, доходящем даже до $25^{0}/_{0}$ от всего числа опавших веток. Микроскопическое исследование веточек каркаса в период созревания плодов показывает следующее:

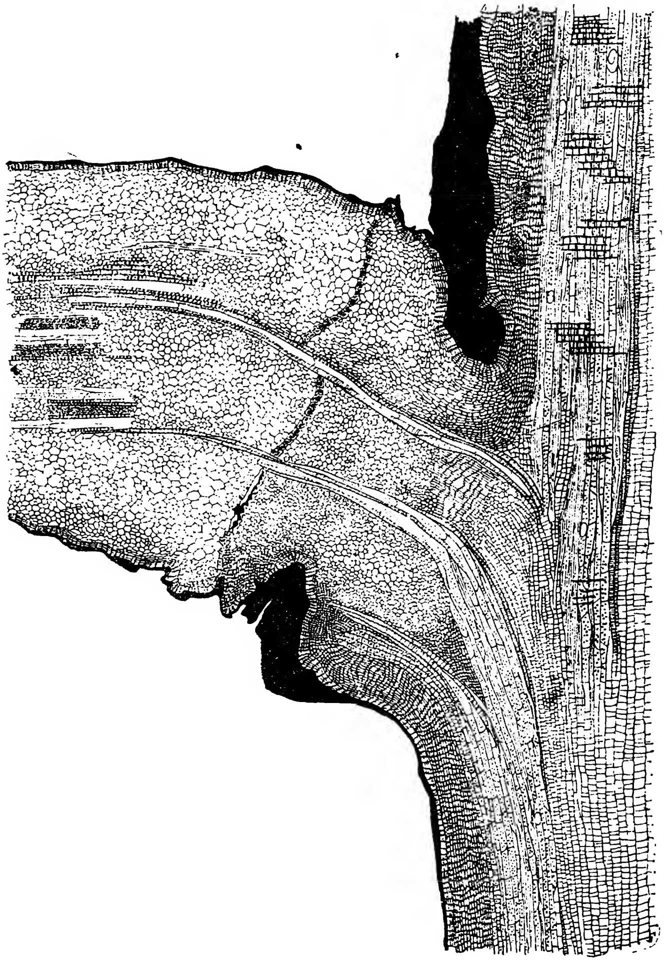


Рис 1. Продольный разрез через место отхождения плодущей ветки. В базальной своей части ветка рассечена разъединяющим слоем, не затрагивающим ксилемных элементов. Видно различие в величине клеток по обе стороны разъединяющего слоя.

Abb 1. Querschnitt durch die Abzweigungstelle eines fruchttragenden Zweiges. Im basalen Teil wird der Zweig von der die Xylemelemente unberührt lassenden Trennungsschicht durchschnitten. Man sieht den Unterschied in der Grösse der Zellen zu beiden Seiten der Trennungsschicht.

Отрыв плодущей веточки происходит у ее основания, над тем местом, где ее глубоко врезывающаяся пробковая ткань и рубчик от листа образуют нечто вроде сочленения (рис. 1). Элементы древесины веточки около этого места довольно значительно уменьшаются в числе, так что из веточки в материнскую ветвь следуют лишь немногочисленные сосуды. Таким образом, в зоне будущего отрыва, древесина уже с самого начала слабо выражена. При этом на некоторых продольных срезах в зоне отрыва древесины совершенно не видно—факт, указывающий, что здесь древесина представлена не в виде сплошного цилиндра, а следует разрозненными пучками. У неплодущих веточек дело обстоит немного иначе: хотя и здесь мощность древесины убывает, все же всегда можно проследить следование сосудов из веточки в материнскую ветвь.

За счет редуцированной древесины в зоне отрыва сильно развиты сердцевина и кора. Сердцевина, состоящая в материнской ветке целиком из одревесневших клеток, в зоне отрыва не одревесневает и выше по плодущей веточке следует такая же неодревесневшая сердцевина, вплоть до сплошной древесины. У неплодущих веточек сердцевина, в основании тоже неодревесневшая, выше полностью показывает одревеснение.

В коре одревесневшими являются оболочки кристаллоносных клеток и склереиды (каменистые клетки). Кристаллов (оксалат кальция) гораздо больше в коре неплодущих веточек, чем у плодущих; в отношении же склереид намечается еще большее различие: склереиды мы нашли только в неплодущих веточках.

Самое место будущего отрыва можно установить по тому признаку, что в сторону плодущей веточки от него начинается сравнительно крупноклетная паренхима, в сторону же материнской ветки паренхимные ткани более мелкоклетны.

Если просматривать ткани веточек еще задолго до начала опадения их, можно подметить, что крахмал, в большом количестве содержащийся во всех паренхимных элементах материнской ветки, не содержится вовсе в зоне отрыва, а в самой плодущей веточке опять встречается, но в немного уменьшенном количестве. Совершенно противоположную локализацию показывает жирное масло, преимущественно сосредоточенное в месте прикрепления веточки, особенно же в самой зоне отрыва.

В дальнейшем, к началу опадения веточек, в содержании этих веществ замечается некоторое изменение: в конце сентября и начале октября масло увеличивается в количестве, крахмал же, остающийся в материнской ветке без изменения, в плодущей веточке уже заметно уменьшается, в то время как в неплодущих веточках его количество не уменьшается в течение всего периода наблюдений (наблюдения производились от середины сентября по середину декабря в 1930 и 1931 гг. и частично в 1932 г.).

Изменения в таком направлении продолжаются до начала возникновения разъединяющего слоя, и к этому времени мы имеем следующую картину: ткани плодущей веточки не содержат больше крахмала, который, очевидно, из них полностью эвакуирован, подобно тому, как происходит эвакуация пластических веществ из опадающего листа; зона, где происходит отщепление ветки, переполнена маслом, причем его в тканях плодущей веточки немного, преимущественно в древесной паренхиме. В месте будущего отрыва намечается слой клеток, особо богатых протоплазматическим содержимым; это и будет в дальнейшем разъединяющим слоем. К этому времени ткани основания веточки принимают зеленоватую окраску, резко заметную невооруженным глазом. Эта окраска по всей локализации совершенно подобна описанной Гартигом, в период наличия которой он отмечает превращение волокнистых тканей в паранхимные. У каркаса подобного метаморфоза тканей нам отметить не удалось. Не удалось подметить также хотя бы намека на делигнификацию ксилемных элементов, которая, судя по цитируемому выше тексту из книги Бюсгена, имеет место при распадении веток на членики. Реакция с флороглюцином и соляной кислотой показывала одревеснение соответствующих тканей всегда, в течение всего периода опадения веток у каркаса. Исключение составил материал одного из сроков (18 X-1930), когда на некоторых срезах сосуды, проходящие зону отрыва, реакции на одревеснение не показали.

Таким образом, нарушение связи между плодущей и материнской ветками каркаса не является следствием нарушения целостности ксилемных тканей, а представляет собою результат деятельности отделяющего слоя.

Этот отделяющий слой, как мы сказали, вначале намечается в виде ряда клеток, отличающихся темным содержимым. В период его развития локализация запасных веществ выявляется с особенной ясностью: сейчас же в сторону материнской ветки имеется большое скопление масла, дальше—все паренхимные ткани забиты крахмалом, в сторону же плодущей ветки масло скопляется в очень незначительном количестве и наблюдается полное отсутствие крахмала. Здесь надо предполагать образование масла из крахмала, бывшего в веточке, подобно тому, как это не раз описывалось многочисленными авторами [1]. Своеобразие описывемого нами случая состоит лишь в том, что масло образуется не на месте же, из крупинки крахмала, а иначе: крахмал превращается сперва в транспортабельные виды веществ, которые притекают к основанию веточек, накопляются и только здесь образуют масло.

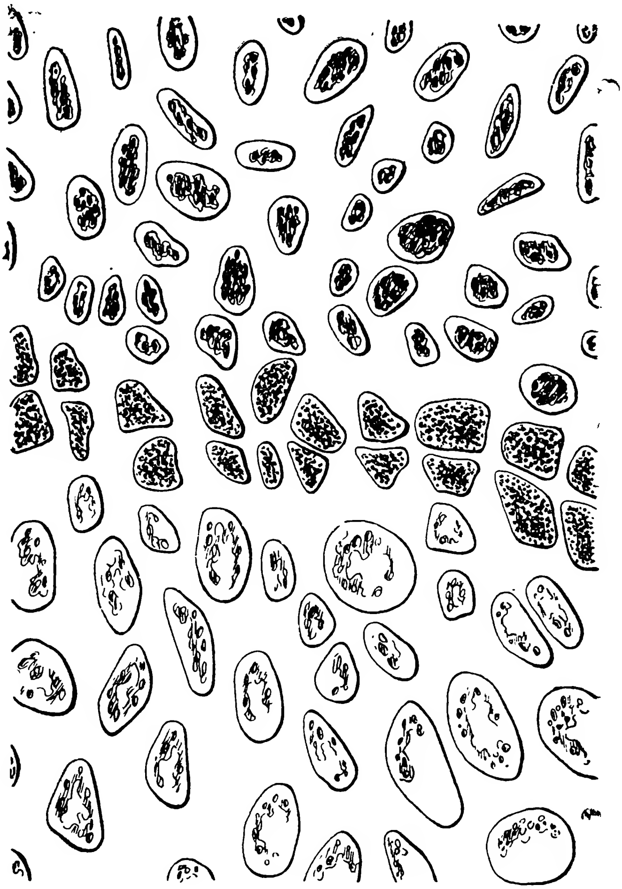


Рис. 2. Образование разъединяющего слоя. Деление клеток. Вверху — клетки паренхимных тканей плодущей ветки; внизу — такие же клетки материнской ветки. Заметно различие между ними по количеству включений (масло). Увелич. 800 раз.

Abb. 2. Bildung der Trennungsschicht. Zellteilung. Oben die Zellen des Parenchymgewebes eines fruchttragenden Zweiges; unten dieselben Zellen des Mutterzweiges. Man sieht den Unterschied zwischen denselben in der Menge der Einschlüsse (Öl). Vergr. 800.

Разъединяющий слой закладывается в тканях, межклетные пластинки которых плохо или совершенно не выражены. Развитие этого слоя идет отнюдь не равномерно. Наиболее быстро он развивается на нижней стороне веточки. На верхней стороне его развитие заметно отстает. Средняя часть его (рассекающая сердцевину) в этом отношении занимает промежуточное положение.

Вслед за увеличением содержимого в клетках этого слоя, последние начинают делиться в поперечном к оси ветки направлении (рис. 2). В дальнейшем новообразованные стенки, отличающиеся от остальных меньшей толщиной, начинают разрушаться, растворяться, в результате чего получается щель, заполненная содержимым. Далее, эта щель расширяется и уже не выполняется полностью содержимым—образуются пустые пространства — „окошки“ (рис. 3). Теперь даже небольшое сотрясение вызывает разрыв ксилемы, до сих пор связывавшей с материнской осью плодущую веточку, и последняя опадает. Согласно схеме, предлагаемой Кренке, наш случай можно представить в виде формулы Т—О—По—$К_1$—$П_1$—С—Р, что означает естественное механическое воздействие, нормальное, но с нарушением целости частей растения, вызванным не механическими причинами, и следствием чего является нарушение живых элементов с повреждением клеточных оболочек[1]. Автором однако не описываются случаи, подлежащие этой формуле, которой можно было бы характеризовать также и давно известное „Zweigabsprünge", приведенное выше.

---

[1] См. напр. работу К. Перетолчина, Изменения запасных веществ наших деревьев в период зимнего покоя (Изв. Лесн. института № 11, 1904), где приведен целый ряд таких исследований.

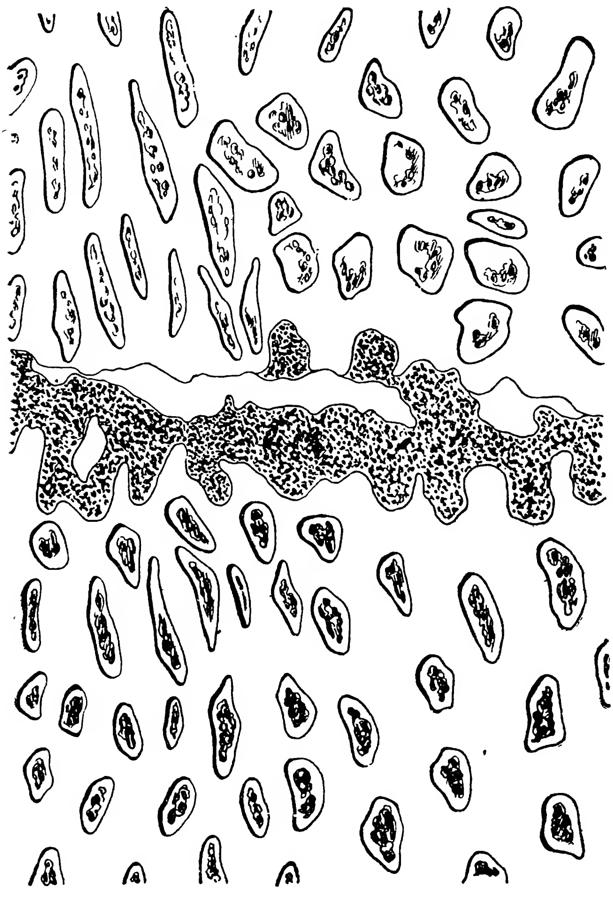


Рис. 3. Дальнейшее развитие разъединяющего слоя. Растворение клеточных оболочек и образование „окошек", уже не выполняющихся клеточным содержимым. Увелич. 800 раз.

Abb. 3. Weiterentwicklung der Trennungsschicht. Auflösung der Zellhaut und die Bildung von „Lumina", die sich bereits nicht mehr mit Zellinhalt anfüllen. Vergr. 800.

После опадения веточки начинается зарубцовывание ранки—затягивание ее поверхности пробковой тканью.

Описываемое явление, имея ряд сходных с листопадом черт (как то: эвакуация пластического материала из опадаемой ветки, образование разъединяющего слоя во всех тканях кроме древесины и связь с материнскими частями перед самым опадением главным образом посредством древесины), очень походит также на процесс отделения плодов от ветки у покрытосеменных, который изучался Фегером (Fehér)[2]. Так, напр. у каштана он наблюдал возникновение отделяющего слоя в результате вторичного деления паренхимных элементов в месте прикрепления плода, где одновременно отмечалось появление сахара и крахмала (в нашем примере накопляется масло).

Клетки этого слоя округляются, их оболочки разбухают, и в заключение растворяются как межклетные пластинки, так и оболочки. При этом мертвые сосуды и механические элементы обычно механически разрываются, чем и достигается окончательное отделение плода. Этот процесс отличается от описываемого нами главным образом [illegible] что Фегер в дальнейшем наблюдал появление консервирующих дубильных веществ, чего в ветках каркаса подметить нам не удалось.

---

[1] Кренке Н. П. Хирургия растений. 1928, Москва.

[2] Fehér Daniel. Untersuchungen über den Abfall der Fr[illegible] Ber. d. D. Bot Ges. XLIII, 1925. S. 52—61.

Тот же автор, в последующей своей работе [1], посвященной описанию подобного же явления у голосеменных растений, приводит ряд микрофотографий зоны отщепления шишек, которая, оказалось, имеет большое сходство с таковою у каркаса. Между прочим, как там, так и здесь обращает на себя внимание сходство в характерной изогнутости отделяющего слоя на продольном сечении.

В общем, можно сказать, это опадение веточек у каркаса имеет больше общего с отрывом плодоножек, описанным Фегером, чем с „Zweigabsprünge" и тем более с листопадом, и при сопоставлении всех этих процессов возникает мысль о возможности причинной зависимости между опадением веток и плодоношением. Обстоятельство, что неплодущие экземпляры каркасов не сбрасывают веток, в противоположность плодущим, еще более утверждает в этой мысли.

Однако, как нами было отмечено, кроме плодущих веток, с того же дерева падает часть и бесплодных. Для лучшей иллюстрации последнего позволим себе привести одну табличку из цитированного выше сообщения [2], показывающую число естественно падающих веточек с небольшого дерева (площадь округлой проэкции = 29,37 *м*).

Дата	1/X—5/X	6/X—10/X	11/X—15/X	16/X—20/X	21/X—25/X	26/X—31/X	1/XI—5/XI	6/XI—10/XI	11/XI—15/XI	16/XI—25/XI
Плодоносные	25	20	47	390	13	100	259	477	2050	8902
Бесплодные	6	13	27	178	6	32	141	132	531	
Всего . . .	31	33	74	568	19	132	400	609	2581	8902

Таким образом, по мере созревания плодов, число опадающих веточек возрастает, причем повышенное число опадающих плодоносных веточек связано именно с наличием описанного выше разъединяющего слоя, нарушающего их связь с материнской веткой. Впрочем, факт опадания бесплодных веток, а также микроскопический просмотр некоторых из них устанавливает наличие разъединяющего слоя, недоразвитого или как бы зачаточного.

Попытка задержать образование разъединяющего слоя в плодущих веточках путем удаления плодов не дала ожидаемого результата, но о ней стоит упомянуть. В период цветения (16/IV—1932), когда на образовавшихся за несколько дней до этого веточках начали увядать мужские цветки, а обоеполые только начали распускаться, на нескольких ветках одного из опытных деревьев были удалены все цветы. Осенью же, при начале процессов, предшествующих опадению (8/X-32), веточки этого дерева как неплодущие, так и плодущие и оперированные испытывались на отрыв способом, применявшимся нами раньше [3]. При этом степень сопротивляемости отрыву, выраженная в граммах предельной нагрузки, оказалась следующей (среднее из 85 определений (см. на стр. 360).

Такие результаты как будто противоречат выдвигаемому нами положению, согласно которому ветки с удаленными плодами должны были бы быть более прочно прикрепленными. Однако, здесь надо

---

[1] Fehér D. Unters. über den Fruchtabfall einiger Coniferen. Ber. d. D. Bot. Ges. XLIV. 1927. S. 225—261.

[2] и [3] Джапаридзе, ibid.

Бесплодные	Плодоносные	С удаленными цветами
2970,98	1018,69	712,31

предполагать, что процесс, обусловливающий в конечном итоге различие в степени прикрепленности между плодущими и бесплодными ветками, существует уже до цветения обоеполых цветов. В подтверждение этой мысли можно сослаться на исследования В. Александрова и О. Александровой. Означенным авторам приходилось выщипывать ветки подсолнечника в очень ранней стадии развития последних, и все же следы веток в стебле уже оказывались образованными. „Следовательно, следы веток или импульсы к их образованию создаются в период внутреннего диференцирования веток“[1].

Вместе с тем совершенно не изменился, по сравнению со старыми наблюдениями, порядок повышения степени прикрепленности в апикальную сторону:

Ветки / Этаж	Предельная нагрузка в граммах					
	1	2	3	4	5	6
Плодоносные	433,7	836,5	913,7	886,8	1266,0	1775,5
С удаленными цветами .	240,5	504,7	564,2	941,0	1311,0	—

Иначе говоря, чем ближе к верхушке материнской оси расположена веточка, тем большая нагрузка требуется для ее отрывания. Наблюдаемое ослабление механической связи в первых трех этажах у оперированных веточек, возможно, вызвано было нарушением питания вследствие удаления цветов.

Вот пример цифровой характеристики одного из свойств нового понятия — гетерорамии, вводимого в анатомию В. Александровым и О. Александровой,[2] согласно которому и биология, и габитус, и что сейчас для нас важнее,— строение веток, расположенных на различных уровнях стебля, несколько различны. Различие в степени прикрепленности подобных (напр.— бесплодных) веток находится в несомненной причинной связи с образованием в верхних этажах так наз. восходящих следов веток.

Итак, наши наблюдения над осенним опадением веток у *Celtis caucasica* Willd. показывают, что явление это, наиболее ярко выраженное у плодущих веточек, можно рассматривать как летательное приспособление плодов, хотя и примитивное, но все же дающее им возможность относиться ветром далеко от материнского дерева. Механизм отщепления веточек похож на процесс отделения плодов и шишек, хотя и имеет свои особенности. Удаление цветов в период завядания мужских цветов не вызывает существенного изменения в степени прикрепленности веток, вероятно, вследствие того, что импульсы, предопределяющие строение базальной части плодущих веток, возникают уже гораздо раньше, именно в период внутреннего диференци-

---

[1] Александров В. Г. и Александрова О. Г. О влиянии веток на структуру стебля и т. д. Тр. по пр. бот. Ген. и Сел. Серия III, № 2 (анатомический сборник). 1932 г.

[2] Александров В. Г. и Александрова О. Г. l. c.

рования веток. Однолетние веточки каркаса, безразлично, плодущие или бесплодные, прикреплены к материнской ветке тем прочнее, чем выше по последней они расположены, причем разница в степени прикрепленности веток нижних и верхних этажей бывает очень значительной. Объясняется это наличием „восходящих следов веток,“ которые присущи веткам только верхних ярусов.

Тифлис, Ботанический сад.
Физиологическая лаборатория.
Октябрь, 1932. № 82.

L. I. DSCHAPARIDZE und W. A. ANELI

Zur Frage vom Abfallen der Zweige bei Celtis caucasica Willd.

Zusammenfassung

Die in Transkaukasien wachsende *Celtis caucasica* Willd. wirft im Herbst grosse Mengen ihrer einjährigen Zweige und zwar hauptsächlich die fruchttragenden ab (Abb. 1). Wie die Beobachtungen der Verfasser zeigen, kann dieses Abwerfen der fruchttragenden Zweige als eine primitive Form Flugeinrichtung der Früchte angesehen werden, die letzteren gestattet sich in beträchtlicher Entfernung vom mütterlichen Baum zu verbreiten. Die Loslösung des fruchttragenden Zweiges erfolgt durch Bildung einer Trennungsschicht (Abb. 1), deren Zellen sich anfänglich in einer zur Axe des Zweiges diametralen Richtung teilen und dann unter Auflösung der Zellhaut (Abb. 3) zerfallen. Der Abtrennungprozess unterscheidet sich einigermassen von dem von Küster[5], Büsgen[6] und Hartig[7] für verschiedene Baumgattungen beschriebenen Vorgang des Abfallens der Zweige und gleicht seinem Charakter nach dem von Fehér[11], [12] untersuchten Abfallen von Früchten und Zapfen. Aber auch von diesem unterscheidet er sich durch Ansammlung von Fettöl in der Abtrennungszone und durch die Abwesenheit von Gerbstoffen. Die den Bau des basalen Teiles der fruchttragenden Zweige vorherbestimmenden Impulse setzen sehr früh ein, und selbst bei Entfernung der Blüten sogar dann, wenn sie eben erst blühen, kann die Leichtigkeit, mit der solche Zweige (Abb. 2) abfallen, bereits nicht mehr abwenden. Die einjährigen Zweige von *Celtis caucasica* Willd., gleichviel ob sie fruchtend oder nichtfruchtend sind, sitzen an dem Mutterzweig um so fester, je höher sie sich an demselben befinden; dabei kann der Unterschied in der Festigkeit, mit welcher die Zweige der unteren und oberen Ränge anhaften, ein sehr bedeutender sein (Abb. 3). Dieses findet seine Erklärung in dem den Zweigen der oberen Ränge eigenen Vorhandensein von ansteigenden Zweigspuren.

ТОМ 18 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР № 5 1933
TOME 18 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS № 5 1933

Н. В. ПАВЛОВ

Краткий обзор рода Stroganowia Kar. et Kir.

(Получено 20/III 1933)

Своеобразный род *Stroganovia* учрежден Г. С. Карелиным и И. Кирилловым в 1841 г. Авторам его в это время были известны два вида: *S. sagittata* Kar. et Kir., *S. brachyota* Kar. et Kir., описанные одновременно с установлением нового рода. В том же году Ф. Фишер и К. Мейер по растениям, собранным в русской Джунгарии А. Шренком и с его именем, ошибочно описали вторично последний из вышеназванных видов, однако отнесли его к роду *Lepidium*? (*desertorum* Schrenk). И на самом деле новый род наиболее близок в систематическом отношении к роду *Lepidium*, от которого, как это всегда бывает у *Cruciferae*, не особенно четко отличается вздутыми стручечками, створки которых обычно без киля, и крупными семенами, сидящими по 1 в гнезде. Остальные признаки, как-то: исключительно многолетний образ жизни, кожистые листья и строение цветков, несущественны, ибо наблюдается постепенный переход между родами, сближающий, например, вновь описываемую мной *S. gracilis* sp. nova с *Lepidium ferganense* Korsh., *L. karataviense* Rgl. et Schmalh.

В 1842 г. Карелин и Кириллов добавляют еще один вид *S. intermedia* Kar. er. Kir., также из Джунгарии, и в таком виде Ледебур поместил этот род в дополнении к своей сводной „Flora rossica“.

35 лет спустя, в 1877 г. Э. Регель и И. Шмальгаузен описывают *S. paniculata* Rgl. et Schmalh., начинающую, однако, несколько иную серию видов с тонкими стройными стеблями, нижними стеблевыми листьями на черешках и мелкими розовыми цветками, тогда как у первой серии стебли низкие, толстые, приземистые, стеблевые листья сидячие, а цветки более крупные, белые.

В 1902 г. Д. И. Литвинов ошибочно приводит для Закаспийской области *S. intermedia* (non Kar. et Kir.), под каковым именем В. Липский обнаружил еще один новый вид оригинального рода и в 1907 г. описал его под именем *S. Litwinowi* Lipsky.

Все эти виды не выходили из пределов Средней Азии и заставляли думать об исключительно центрально-азиатском ареале всего рода. Однако в 1926 г. по сборам А. А. Гроссгейма Н. А. Буш описал *S. persica* N. Busch, которая, как указывает уже само название, свойственна северной Персии.

Наконец исследованиями С. Ю. Липшица и моими необычайное разнообразие и богатство видами этого рода было обнаружено по северной границе западного Тянь-Шаня в пределах системы Сырдарьинского Каратау и прилежащих ему предгорий Таласского Алатау, называемых на картах Машатскими горами. С. Ю. Липшиц, путешествуя в 1930 г. в западной оконечности Каратау, открыл изящный новый вид, названный мною *S. gracilis* sp. nova. Я же сам, годом позднее, в 1931 г. нашел один новый вид *S. cardiophylla* sp. nova в Машатских горах и своеобразную *S. robusta* sp. nova в горах Боролдайтау, являющихся юго-восточным отрогом системы Каратау.

Таким образом последующими находками объем рода *Stroganowia* увеличился втрое и заключает в настоящее время 9 видов, различающихся следующими признаками:

1. Стебли тонкие, 2—4 *mm* шир. при основании, круглые; нижние стеблевые листья на черешках; цветки розовые, лишь у одного вида белые (Ser. Petiolatae m.) — 2.

— Стебли толстые, 5—12 *mm* шир. при основании, угловатые; стеблевые листья сидячие; цветки белые (Ser. Sessiles m.) — 4.

2. Прикорневые и нижние стеблевые листья округло-сердцевидные, при основании выемчатые или усеченные, цветоножки коротко-пушистые.

1. ***S. cardiophylla*** N. Pav. sp. nova

— Прикорневые и нижние стеблевые листья лопатчатые или яйцевидно-ланцетные, при основании суженные, цветоножки голые — 3.

3. Листья продолговато-яйцевидные, пильчатые, верхние совершенно голые, цветки розовые, чашелистики долго остающиеся, по краям с узкой пленчатой каймой, стручечки овальные, на верхушке округлые.

2. *S. paniculata* Rgl. et Schmalh.

— Листья лопатчатые или яйцевидные, цельнокрайние, верхние при основании с редкими длинными волосками, цветки белые, чашелистики опадающие, по краям широко бело-окаймленные, стручечки более мелкие, обратно-яйцевидные, на верхушке, выемчатые.

3. *S. persica* N. Busch.

4. Стеблевые листья продолговато-линейные, удлиненные, при основании стреловидно-стеблеобъемлющие, с длинными узкими линейными заостренными ушками.

4. *S. sagittata* Kar. et Kir.

— Стеблевые листья овальные или яйцевидные, полустеблеобъемлющие, без ушков или с короткими кругловатыми ушками — 5.

5. Рыльца сидячие или с очень коротким столбиком, который не длиннее 0,5 *мм*, прикорневые листья, большей частью, яйцевидно или широко-ланцетные — 6.

— Столбик более длинный, 1—3 *мм* дл., у молодых стручечков равный половине ширины стручечка, прикорневые листья, по большей части, лопатчатые или округло-лопатчатые, изредка ланцетные — 7.

6. Рыльца сидячие, стебель весьма сильно остро-угловатый, прикорневые листья почти округлые, широко-яйцевидные или яйцевидно-ланцетные, стеблевые без ушков, чашелистики голые, стручечки обратно-яйцевидные с тупыми створками, мелкие, 3—4 *мм* дл., сидячие.

5. ***S. gracilis*** N. Pav. sp. nova.

— Рыльца частью сидячие, частью на коротких, до 0,5 *мм* дл. столбиках, стебель слегка туповато-угловатый, прикорневые листья широко-ланцетные, стеблевые с довольно крупными кругловатыми ушками, чашелистики часто на спинке опушенные, стручечки яйцевидные или яйцевидно-ланцетные, с килеватыми створками, более крупные, 7-12 *мм* дл., при основании суженные и нередко образующие короткую плодовую ножку.

6. *S. intermedia* Kar. et Kir.

7. Прикорневые листья довольно узкие, ланцетные, к основанию суженные в довольно длинный черешок, стеблевые с короткими кругловатыми ушками, цветоножки тонкие, стручечки округлые, мелкие 3 — 5 *мм* дл.

7. *S. Litwinowi* Lipsky.

— Прикорневые листья округлые или округло-лопатчатые, на очень коротких и широких черешках, стеблевые листья без ушков, слегка низбегающие или с очень короткими кругловатыми ушками, цветоножки толстые, торчащие, стручечки более крупные, 7—12 *мм* дл.—8.

8. Растение более высокое, 30—50 *см* выс., стебли цветоножки голые, стручечки при основании сужены в короткую плодовую ножку, более мелкие, 5—7 *мм* дл., створки их однонервные, очень неясносетчатые, столбик до 1 *мм* дл., медовые железки бахромчатые.

8. *S. brachyota* Kar. et Kir.

— Растение приземистое, низкое, 15—20 *см* выс., стебель и цветоножки покрыты редкими длинными волосками, стручечки сидячие или почти сидячие крупные, 10—12 *мм* дл., створки их с одним толстым серединным нервом и ясной сеткой, столбик длинный, 3—4 *мм* дл., шиловидно-конический, медовые железки цельнокрайние.

9. ***S. robusta*** N. Pav. sp. nova.

1. **S. cardiophylla** N. Pav. sp. nova.—Perennis, viridis; radix lignosa, caules 1—3 erectos teretes gerens. Caulis glaber, parum flexuosus, 40—80 *cm* alt., apice paniculato-ramosus, ramis gracilibus. Folia radicalia cito marcescentia, atque caulina inferiora coriacea, simplicia, cordato-orbiculata, basi profunde emarginata vel abscissa, lobis rotundatis obtusis, longipetiolata, petiolis paginae longioribus vel aequantibus, apice obtusa, rotundata, margine late et obtusiuscule crenata. Folia media late lanceolata, utrinque angustata, petiolis brevioribus, superiora et floralia anguste lanceolata, subsessilia, subintegra. Pedicelli paniculae ramulorum apice racemosi, tenues, breviter-pilosi, inferiores cito decidui, superiores subumbellati flores siliculasque subaequantes, partim fructiferi. Flores minuti, 1,5—2 *mm* lg. Sepala decidua, ovata, obtusa, saepe dorso puberula, anguste albo-marginata. Petala rosea, sepalis duplo longiora, tenuiter unguiculata, orbiculato-obovata, subretusa. Glandulae hypogynae medianae binae, rotundatae, laterales semilunares, obtusae. Pedunculi fructiferi graciles, erecto-patentes. Siliculae obovatae vel obovato-globosae, majusculae, 6—7 *mm* lg.. 3—4 *mm* lt., glabrae, apice rotundatae, stylo sat longo, 0,8—1 *mm* lg., coronatae. Valvulae valde subsemigloboso-concavae, obsolete uninerves, loculi monospermi. Semina ovalia, cotyledones conduplicatae.

Typus ex Turkestania ross., prov. Syr-Darja, montes Maschat-tau (praemontorium Alatau Talassici), in decliviis glareosis pratensibus ad trajectum Dau-baba, 1200 *m* alt., a 1931. 31. VIII fl. et fr., lg. N. Pavlov exs. n.° 1226 (cons. in HB. Univers. Mosq., cotypus in Hb. Inst. Bot. Acad. Scient. URSS). — Hab. in montibus Maschat-tau, verosimiliter nec non in montibus Boroldaj et Karatau.

Proximum *S. paniculatae* Rgl. et Schmalh., sed foliorum forma, pedicellis pilosis, stylis longioribus optime differt.

Многолетнее, зеленое растение с деревянистым корнем, выпускающим 1—3 прямых, круглых стебля. Стебель голый, слегка извилистый, 40—80 *см* выс., на верхушке метельчато-ветвистый с тонким веточками. Прикорневые листья рано увядающие, как и нижние стеблевые, кожистые, простые, сердцевидно-округлые, при основании глубоко-выемчатые или усеченные, с округлыми тупыми лопастями, сидящие на длинных черешках, которые длиннее или равны пластинкам, на верхушке округлые, тупые, по краям с широкими, туповатыми городками. Средние листья широко-ланцетные, к обоим концам суженные, на более коротких черешках, верхние и листья в соцветии узко-ланцетные, почти сидячие, цельнокрайние. Цветоножки сидят кистями на концах веточек соцветия, тонкие, коротко-пушистые, нижние ив них опадающие, верхние скучены почти зонтичком, почти равные цветкам и стручечкам, частью плодущие. Цветки мелкие, 1, 5—2 *мм* дл., чашелистики опадающие овальные, туповатые, часто на спинке пушистые, по краям узко беловато-окаймленные. Лепестки вдвое длиннее чашелистиков, розовые, широко-яйцевидные, на конце слегка вдавленные, при основании с тонким ноготком. Медовые железки срединных коротких тычинок две, округлые, боковые полулунные, тупые. Стручечки обратно-яйцевидные, крупные, 6—7 *мм* дл., 3—4 *мм* шир., голые, на верхушке округлые с довольно длинным, 0, 8—1 *мм* дл., столбиком, створки их сильно, почти полушаровидно, выпуклые с неясным серединным нервом, гнезда односемянные. Семена овальные, с вдоль сложенными семядолями.

Описывается из Казакстана, Сыр-Дарьинск. окр., горы Машат-тау (предгорья Таласского Алатау), каменистый луговой склон на перевале Дау-бала, 1200 *м* абс. выс. 31. VIII. 1931 г. цв. и пл. Собр. Н. Павлов, № 1226 (Герб. Моск. универс., котип в Герб. Бот. инст. Акад. наук СССР). Растет в горах Машат и вероятно в горах Боролдай и Каратау.

Близко к *S. paniculata* Rgl. et Schmalh., однако легко отличается формой листьев, опушенными цветоножками и более длинным столбиком у стручечков.

2. **S. paniculata.** Rgl. et Schmalh. Acta Horti Petrop. V, I (1877) 242: S. Korshinsky. Bull. Acad. Sc. de St.-Petersb. IX, 5 (1898) 418 (diagn. emend.); O. et B. Fedtschenko. Consp. fl. turkest., I (1906) 81, n. 423.—Typus ex valle fl. Tschirtschik (Hb. Inst. Bot. Acad. Scient. URSS).—Hab. in montibus Turkestaniae ross. Tjan-Schan occid., Seravschan, Alaj et Pamiroalaj nec non in dom. Buchara.

3. **S. persica** N. Busch. Journ. de la Soc. Botan. de Russie, XI, 1—2 (1926) 225.—Typus ex Persia bor., prov. Tabris, in montibus Scher-Dara (Hb. Inst. Bot. Acad. Scient. URSS).—Hab. in Persia borealis.

4. **S. sagittata** Kar. et Kir. Bull. Soc. Natur. de Moscou (1841) 387; Ledb. Fl. ross. 1 (1842) add. 770; O. et B. Fedtschenko. Consp. fl. turkest., I (1906) 81, n. 424,—Typus ex prov. Ssemipalatinsk, ad radicem montium Tarbagataj (Hb. Inst. Bot. Acad. Scient. URSS).—Hab. tantum in montibus Tarbagataj.

5. **S. gracilis** N. Pav. sp. nova.—Perennis, griseo-viridis, glabra; radix lignosa, crassa, multiceps, folia rosulata, caules 1—3 erectos, tenues gerens. Caulis parum flexuosus, valde acute angulatus, subalatus, profunde sulcatus, 20—30 *cm* alt., a basi vel in medio parce ramosus, ramis gracilibus. Folia radicalia numerosa, rigidiuscula, subcoriacea, late ovata vel suborbiculata vel ovato-lanceolata, in petiolum brevem latiusculum attenuata, apice breviter acuminata, utrinque crasse elevatim reticulato-nervosa, integerrima. Folia caulina sensim diminuta, late lanceolata vel oblonga, sessilia, semiamplexicaulia. Pedicelli paniculae ramulorum apice longe racemosi, superiores subumbellati, tenues, glabri, flores subaequantes,

post anthesin elongati, siliculis 2—3 - plove longiores. Flores 4—5 *mm* lg., sepala decidua, late ovata, obtusa, glabra, late albomarginata. Petala alba, sepalis duplo longiora, tenuiter unguiculata, orbiculato-obovata, integra. Glandulae hypogynae medianae binae, minutae, ovatae, laterales tetragonae, angulis obtusis. Siliculae obovatae, minutae 3—? *mm* lg., 2—? *mm* lt., glabrae, parum compressae, stigmate sessili, capitato coronatae. Valvulae plano-convexae, obsolete uninerves, loculi monospermi. Semina ovalia

Typus ex Turkestania ross., montes Karatau syrdarjense, in decliviis faucis Dschalanasch-ata prope pag. Karnak, a. 1931. 21. V fl. et fr., lg. N. Graz-Gusseva, sine numero (cons. in Hb. Univers. Mosq. Hb. Inst. Sc. Kautsch. et. Guttap. U.S.S.R.); in summis lapidosis faucis Keres-butak. a. 1930. I. V. fl., lg. amic. S. Lipschitz, exs. n°. 280 (Hb. Univers. Mosq.).—Hab. tantum in montibus Karatau syrdarjense.

Parum affinis *S. brachyoti* Kar. et Kir., sed caulibus valde angulatis, siliculis minoribus, stylis sessilibus facile distinguitur. Ab *S. sagittata* Kar. et Kir., *S. intermedia* Kar. et Kir., foliorum forma, auriculis nullis, siliculis minoribus longe distat.

Многолетнее серо-зеленое голое растение с деревянистым, толстым, многоглавым корнем, выпускающим розетки листьев и 1—3 прямых, тонких стебля. Стебель слегка извилистый, сильно остроугловатый, почти крылатый, глубоко бороздчатый, 20—35 *см* высоты от основания или выше его ветвистый, ветви более тонкие. Прикорневые листья многочисленные, жесткие, почти кожистые, широкояйцевидные, почти округлые или яйцевидно-ланцетные, при основании суженные в очень короткий широкий черешок, на верхушке коротко заостренные, с обеих сторон с толстыми выдающимися сетчатыми нервами, цельнокрайние. Стеблевые листья постепенно уменьшающиеся, широко-ланцетные или продолговатые, сидячие, полустеблеобъемлющие. Цветоножки сидят на верхушках веточек соцветия, длинными кистями, тонкие, голые, почти равные цветкам, при плодах же удлиненные и в 2—3 раза превышающие стручечки. Цветки 4—5 *мм* дл., чашелистики опадающие, широко-овальные, тупые, голые, по краям широко бело-окаймленные. Лепестки белые, вдвое длиннее чашелистиков, обратно-яйцевидные, на конце цельные, с тонким ноготком. Медовые железки срединных тычинок две, мелкие, яйцевидные, боковые четыреугольные с тупыми углами. Стручечки обратно яйцевидные, мелкие, 3 *мм* дл., 2 *мм* шир., голые, слегка сплюснутые, с сидячим головчатым рыльцем. Створки их плосковато-выпуклые с неясным серединным нервом, гнезда односемянные, семя овальное.

Описывается из Казакстана, горы сырдарьинского Каратау, на склоне ущелья Джаланаш-ата близ пос. Карнак, 21.V. 1931, цв. и пл. собр. Н. Грац-Гусева, без № (Герб. Моск. универс., Герб. Всесоюзн. инст. кауч. и гуттап); горы Каратау, щебнистая вершинка в ущелье Керез-Бутак 1. VI. 1930, цв. собр. С. Липшиц №280 (Герб. Моск. универс.). Растет только в горах Каратау.

Несколько схоже с *S. brachyota* Kar. et Kir., но легко отличается сильно угловатыми стеблями, гораздо более мелкими стручечками и сидячими рыльцами. От *S. sagittata* Kar. et Kir. и *S. intermedia* Kar. et Kir. отличается формой листьев, отсутствием ушков и мелкими стручечками.

6. **S. intermedia** Kar. et Kir. Bull. Soc. Natur. de Moscou (1842) 162; Fisch. et Mey. Enum. pl. Schrenk., II (1842) 63; Ledb. Fl. ross., I (1842) add. 770; O. et B. Fedtschenko. Consp. fl. Turkest., I (1906) 81, n. 425; *Lepidium Kirilowi* Trautv. Bull. Soc. Natur. de Moscou (1860) 131, n. 162.—Typus ex montibus Alatau Songorici, inter fl. Baskan et Sarchan (Hb. Univers. Mosq.).—Hab. in montibus Alatau songorici nec non in montibus Tjan-Schan centralis.

7. **S. Litwinowi** Lipsky. Acta Horti Petrop. XXVI (1910); *S. intermedia* Litw. Trav. du Mus. Botan. Acad. de Sc. de St-Petersb. I (1902) 43 (non Kar. et Kir,); *S. intermedia* N. Busch. Journ. de la Soc. Botan. de Russie, XI, 1—2 (1926) 227 p. p. (in pl. kopetdaghensis, non Kar. et Kir.).—Typus ex Transcaspia, in rupestribus prope Gaudan (Hb. Inst. Bot. Acad. Scient. URSS.).—Hab. tantum in Transcaspia.

8. **S. brachyota** Kar. et Kir. Bull. Soc. Natur. de Moscou (1841) 387; ibid. (1841) 162; Fisch. et Mey. Enum. pl. Schrenk., II (1842) 62; Ledb. Fl. ross., I (1842) add. 770; O. et B. Fedtschenko. Consp. fl. Turkest., I (1906) 81, n. 426; *Lepidium? desertorum* Schrenk ex Fisch. et Mey. Enum. pl. Schrenk., I (1841) 99.—Typus ex prov. Heptapotamia (Ssemireczje), in montosis prope fl. Ajagus.—Hab. tantum in Heptapotamia.

9. **S. robusta** N. Pav. sp. nova.—*S. brachyota* N. Pav. (non Kar. et Kir.) in sched. ad N. Pav. et S. Lipschitz Pl. Turkest. exsicc. a. 1932, n°. 56. Perennis glauca; radix crassa, lignosa, multiceps, folia rosulata caules 1—2 erectos, crassos; gerens. Caulis robustus humilis, 15—20 *cm* alt., valde obtuse angulatus, sulcatus, parum flexuosus, a basi, breviter et valde ramosus, cum ramis paniculae pedicellisque pilis sparsis, longiusculisi albescentibus tectus. Folia radicalia numerosa, crassa, firma, coriacea, late orbiculato-obovata, vel orbiculato-spathulata, in petiolum brevissimum, latissimum attenuata, apice rotundata vel brevissime obtusiuscule mucronata, utrinque glabra, sed valde elevatim reticulato-nervosa, integerrima, late albescente vel fuscescente hyalino marginata. Folia caulina obovata vel late lanceolata, sensim diminuta, sessilia, semiamplexicaulia, marginibus subdecurrentia. Inflorescentia densissima, ramis paniculae brevibus, crassis. Pedicelli crassi, erecto-patentes, ramulorum apice racemosi, siliculis breviores vel subaequantes. Flores in vivo ignoti; sepala decidua, petala alba. Glandulae hypogynae medianae binae, ovatae, laterales triangulares, omnes integrae non fimbriatae. Siliculae obovatae, parum obliquae, obtuse angulatae, magnae, 10—12 *mm* lg., 7—8 *mm* lt.. stylo subulato, longo, 4—5 *mm* lg., coronatae. Valvulae valde naviculari-convexae, in medio crasse uninerves, conspicue reticulato-nervosae; loculi monospermi. Semina ovalia, magna, 6—7 *mm* lg., cotyledones conduplicatae.

Typus ex Turkestania ross., montes Boroldaj-tau (frons montium Karatau syrdarjensis) in summis lapidosis ad trajectum Bukuj-tau, 1600 *m* alt., a. 1931. 27. VI fr., lg. N. Pavlov, exs. n. 397 (cons. in Hb. Univers. Mosq.).—Hab. tantum in montibus Karatau syrdarjense.

Proxima *S. brachyoti* Kar. et Kir., sed caulibus ramulisque pilosis, siliculis subduplo majoribus, stylis longioribus atque omni habitu robustiore bene distincta.

Многолетнее сизое растение с толстым многоглавым корнем, выпускающим розетки листьев и 1—2 прямых толстых стебля. Стебель крепкий, низкий, 15—20 *см* выс., сильно туповато-угловатый, бороздчатый, слегка извилистый, от основания коротко и сильно ветвистый, вместе с веточками соцветия и цветоножками покрытый редкими длинными беловатыми волосками. Прикорневые листья многочисленные, толстые, плотные, кожистые, широко округло овальные или округлолопатчатые, при основании суженные в очень короткий, широкий черешок, на верхушке округлые или снабженные маленьким туповатым острием, с обеих сторон голые, с толстыми выдающимися сетчатыми нервами, цельнокрайние и с широкой беловатой или буроватой пленчатой каймой. Стеблевые листья обратно яйцевидные или широколанцетные, сидячие, полустеблеобъемлющие, краями слегка низбегающие. Соцветие очень густое, веточки его короткие, толстые, цветоножки толстые, торчащие, расположенные на концах веточек кистями более короткие или равные стручечкам. Цветки в целости неизвестные, чашелистики их опадающие, лепестки белые. Медовых железок у средин-

ных тычинок две, овальные, боковые треугольные, все цельнокрайние, без бахромок. Стручечки обратно-яйцевидные, слегка косые, тупо угловатые, очень крупные, 10—12 *мм* дл., 7—8 *мм* шир., с очень длинным, 4—5 *мм* дл., шиловидно-коническим столбиком. Створки их сильно лодочковидно выпуклые, с толстым срединным нервом и ясной сетчатостью, гнезда односемянные. Семя крупное, 6—7 *мм* дл., овальное, семядоли вдоль сложенные.

Описывается из Казакстана, горы Боролдай (отрог сыр-дарьинского Каратау), щебнистая вершина перевала Букуй-тау, 1600 *м* абс. выс., 27. VI. 1931, пл. собр. Н. Павлов № 397 (Герб. Моск. универс.). Растет только в сыр-дарьинском Каратау.

Близко к *S. brachyota* Kar. et Kir., однако легко отличается волосистыми стеблями и веточками, почти вдвое более крупными стручечками, их длинными столбиками, а также общим более крепким обликом.

Из приведенного списка легко видеть все своеобразие географического распространения видов этого редко встречающегося рода. За исключением наиболее широко рассеянной *S. paniculata* Rgl. et Schmalh., все они имеют крайне узкие, локализованные ареалы, сводящиеся к ничтожным пространствам, в географическом аспекте почти точкам. Далее, лишь один вид — *S. persica* N. Busch—известен за пределами Средней Азии, все же другие группируются в нагорных ее областях, с тяготением к наиболее древним горным странам, какими являются сыр-дарьинский Каратау, южные предгорья Тарбагатая и северные окраины Джунгарского Алатау.

Следует к тому же иметь в виду, что виды строгановий и вообще в природе довольно редки и встречаются крайне рассеянными, далеко удаленными друг от друга местонахождениями, почему и в коллекциях представлены весьма скудно. Однако в местонахождении растения обитают обыкновенно по-многу, большим количеством экземпляров, и по разновозрастности последних легко понять их происхождение в качестве самосева из семян начальной исходной особи. Очевидно, крупные, сравнительно тяжелые семена плохо разносятся механическими агентами, и растения способны только к весьма медленному, территориально ограниченному расселению.

На основании всего вышесказанного, историю происхождения и характеристику рода можно представить следующим образом. Род *Stroganowia* является древним нагорным производным от средиземноморского, по преимуществу равнинного рода *Lepidium*, с которым он связан постепенными нерезкими переходами, и сложился в условиях изоляции друг от друга горных систем Средней Азии. В противоположность видам *Lepidium*, мигрировавшим в Среднюю Азию с запада на восток, *Stroganowia* является аутохтонно-туранским элементом и, быть может, обладает единственным западным мигрантом в лице своего персидского вида. Более древними видами, до некоторой степени реликтового порядка, следует считать представителей серии Sessiles, узко локализованных географически, более своеобразных по своей морфологической структуре и труднее отличающихся друг от друга, что объяснимо гипотетически их большей близостью к исходной родоначальной форме. Наоборот, молодой ветвью является серия Petiolatae, с ее широко распространенной *S. paniculata* Rgl. et Schmalh. и резче отчленяющимися двумя другими видами

N. V. PAVLOV

Kurze Uebersicht der Gattung Stroganowia Kar. et Kir.

Zusammenfassung

Autor erzählt die Geschichte der Gattung und gibt im russischen einen Schlüssel zur Bestimmung aller 9 bis jetzt bekannten Arten der Gattung. Weiter bringt er die Synonymie, Standorten der Typen und die Verbreitung der Arten vor und beschreibt 3 neue Arten der Gattung: *S. cardiophylla* N Pav., *S. gracilis* N. Pav., *S. robusta* N. Pav.

A. 1933, Herbarium Universitatis Mosquensis.

Примечание. Уже после сдачи в печать настоящей работы, при сравнительном просмотре обширных материалов по смежному роду *Lepidium* мне пришлось с сожалением убедиться, что в перечне видов пропущены еще два, ошибочно относившихся к *Lepidium*, но на самом деле принадлежащих к роду *Stroganowia*. Не имея возможности ввести их в ключ для определения, спешу однако включить их в перечень видов.

10. **S. subalpina** (Kom.) Thell. Neue Denkschr. d. Schweiz. Naturf. Gesellsch. XLI (1907) 318; *Lepidium subalpinum* Kom. Mat. Fl. Turkest. Bergland. in Trav. Soc. sc. natur. Petersb. XXVI (1896) 108; Lipsky. Contrib. Fl. As. Med. in Acta Horti Petrop. XVIII, I (1900) 15. — Typus ex prov. Seravschan, in valle lac. Kara-kul (Hb. Inst. Bot. Acad. Scient. URSS.). — Hab. in Turkestania ross., prov. Seravschan nec non in dom. Buchara.

11. **S. affghana** (Boiss.) N. Pav. comb. nova; *Lepidium affghanum* Boiss. Fl. orient. I (1867) 358; *Hasturtium affghanicum* O. Kuntze. Revis. I (1891) 937. — Typus ex Affghania, in loc. Keratkuh inter Herat et Tebes, lg. cl. Bunge (Hb. Boiss.? ex annot. Thell. l. c. p. 170 in hb. deest; verisimiliter in Hb. roy. Gard. Kew). — Hab. in Affghania nec non in Turcomania ross., prov. Transcaspia, in rupestribus prope Gaudan, lg. cl. D. Litvinov (Hb. Inst. Bot. Acad. Scient. URSS).

ТОМ 18 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР № 5 1933

TOME 18 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS № 5 1933

Е. Н. СИНСКАЯ

Основные черты эволюции лесной растительности Кавказа в связи с историей видов[1]

ЧАСТЬ I

(Получено 20/VII 1933)

Основные типы взаимоприспособления в растительных группировках. Первичные, наиболее простые формы растительных группировок представляют собой заросли особей одного вида. Такие односоставные группировки Гроссгейм (1929) называет аггрегациями и характерными чертами их считает экологическую однородность членов и одностороннее использование ими среды.

Характерно также, что такие заросли приурочены к первичным стадиям заселения вновь образовавшихся местообитаний, например недавно бывших под водой. По наблюдениям А. А. Гроссгейма в Азербейджане они развиваются не на почвах, а на грунтах — таковы заросли солероса (*Sal cornia herbacea*) по влажным берегам водоемов, заросли ив по песчаным отмелям в поймах рек, поемные березняки, наблюдавшиеся Самбуком (1928) в долине реки Печоры.

Следующей высшей ступенью в эволюции растительных группировок являются многосоставные (из n-ого числа видов) комбинации, составленные из сходных экологически (и соответственно в некоторых отношениях — морфологически) форм.

Яркий пример такого типа группировок это — „эфемеретум", описанный А. А. Гроссгеймом и его сотрудниками в ряде статей, посвященных исследованиям травянистой флоры Азербейджана. Эфемеретум представляет собой многовидовую группировку, состоящую из мелких однолетних растений — эфемеров — представителей различных родов и семейств, но с одинаковым циклом развития и вообще экологически весьма сходных. Эти группировки исторически сложились путем естественного подбора в борьбе за существование форм, более или менее одинаково приспособленных к условиям местообитания и друг к другу.

В неблагоприятных для жизни растительности условиях образуются обыкновенно резкие, так называемые „открытые" ассоциации с почти полным отсутствием влияния растений друг на друга — там действует отбор, не связанный с перенаселением, большею частью — климатический отбор. И если уподобление наблюдается в этих условиях, то оно является следствием подбора форм, одинаково приспособленное к одним и тем же условиям внешней среды. Здесь в сущности нет вытеснения одних форм другими; просто неприспособленные формы погибают: засыхают, вымерзают и т. д. В более густых группировках могут иметь место явления взаимовлияния, перенаселения, вытеснения. Отбор там осуществляется в более сложной форме: помимо приспособления к неорганической среде, может ясно выступать приспособление к сопутствующим растениям, и наблюдается другой тип уподобления. Так, в группировках льна и засоряющего его рыжика уподобление форм обоих растений зависит от приспособления рыжика ко льну, в некоторых случаях больше чем от одинакового приспособления обоих видов к одинаковым условиям среды. Но и последнее всегда имеет место (значение отдельных факторов отбора при этом нами освещено детально и в географическом разрезе в специальной работе, посвященной изучению сорных форм *Camelina* — Синская и Бестужева, 1930-31). Взаимоприспособление выражается здесь в форме экологического и в некоторой степени морфологического „уподобления“ членов группировки. Путем отбора сходных вариаций в отношении признаков с одинаковой экологической значимостью виды оказываются более или менее одинаково стойкими в борьбе за существование и не могут вытеснять друг друга при совместном существовании в пределах известных типов местообитаний. При этом борьба за существование между индивидуумами отнюдь не снимается. Клементс (Clements, 1916), следуя Дарвину, писал: „собственно говоря конкуренция (competition) существует только тогда, когда растения более или менее равны“. При экологическом уподоблении видов индивидуумы разных видов как бы сравниваются в своих шансах на переживание — борьба между индивидуумами усиливается, борьба между видами ослабляется, и виды, при совместном существовании, не вытесняют друг друга нацело.[1]

---

[1] Настоящий очерк является непосредственным продолжением и дальнейшим развитием в рамках кавказской лесной растительности наших взглядов на эволюцию растительного покрова, высказанных в статье: „К познанию видов в их динамике и взаимоотношениях с растительным покровом". (Труды по Прик. Бот., Генет. и Сел., т. 25, в. 2, 1930 - 31).

Для эфемеретума и для других группировок, стоящих на той же ступени эволюции взаимоприспособления, характерно отсутствие преобладания одного или нескольких видов над другими на больших пространствах и в определенной связи с разностями местообитаний. Количественные соотношения между видами здесь очень изменчивы, но в этой изменчивости часто трудно подметить известную правильность, и преобладание тех или иных компонентов здесь в сильной степени обусловлено случайностью. Это отмечается в числе других, Культиасовым (1928) для растительного покрова предгорий и равнин, прилегающих к Западному Тянь-Шаню. Здесь, по его словам, „проявляется большое колебание и неустойчивость в флористическом составе участков ассоциаций... Смена состава происходит вне зависимости от смены внешних условий. Такая возможность создается, благодаря примитивности фитосоциальных отношений, а также благодаря наличию большого количества эфемеров-однолетников, легко произрастающих в разреженном покрове. Растительность, составленная из таких примитивно построенных сообществ с быстро меняющимся неустойчивым флористическим составом отдельных участков без резко ограниченных ассоциаций, где признаки (флористические), могущие служить критерием для определения ассоциаций, взаимно перекрещиваются, в силу чего получаются пестрота и многообразие в растительном покрове, названа здесь полиморфной, а явление это—„полиморфизмом“ в растительном покрове. Сообщества, слагающие такую полиморфную растительность, называем „примитивными“, в отличие от таких сложных, как лес. Эти примитивные сообщества по-своему устойчивы“.[2]

---

[1] В пределах известного исторически-обусловленного отрезка времени.

[2] Разрядка в цитате принадлежит автору настоящего очерка.

Правильно отмечается здесь примитивность сложения растительного покрова, но никоим образом нельзя называть этот тип „полиморфным“. Здесь по существу — одна весьма примитивная форма растительной группировки. Следующая ступень в эволюции структуры группировки в направлении большей определенности связана с большею степенью однородности в отношении флористического состава при весьма большой изменчивости в количественном соотношении флористических элементов. Примеры таких более определенных „агломераций“ (термин Гроссгейма, 1929) легко найти в полупустынно-степной флоре Закавказья.

Возможность совместного существования форм достигается также подбором форм, экологически различных, по-разному использующих пространство и по-разному относящихся к факторам внешней среды.

Сравнительно не часто экологическая диференциация форм одного вида наблюдается в одной ассоциации (см. примеры в культурных ассоциациях — Синская, 1930-31). Большею частью различные экологические типы одного вида распределяются по разным ассоциациям, и экологическая диференциация в пределах одной растительной группировки осуществляется между формами разных видов.

В работах Гроссгейма и его учеников имеются прекрасные описания полупустынных группировок восточного Закавказья, которые сложены из четырех основных типов.

1) Многолетние или полукустарниковые компоненты, достигающие полноты развития осенью, имеющие период покоя с декабря до ранней весны и отличающиеся крайне медленным темпом развития в первую половину лета. Имеют глубокую корневую систему.

2) Эфеметурум. Период покоя летом в виде семян. Всходы — осенью, всходы эти переживают зиму; быстрое развитие весной и отмирание к маю. Мелкая корневая система.

3) Осенние однолетники. Быстрое развитие весной и осенью. Летний период покоя.

4) Споровая „агломерация“ (лишайники, *Nostoc* и мхи) — оживание поздно осенью; определяют аспект зимой.

Эти группировки составлены таким образом из обособленных ярусов, которые Гроссгейм называет „агломерациями“, приравнивая это понятие к „синузиям“ Гамса.

Мы в своем последующем изложении будем пользоваться термином Гамса „синузия“, во внимание к приоритету и к тому, что этот термин уже завоевал некоторые права гражданства в ботанической литературе.

Синузия — это повторяющаяся в природе группировка более или менее сходных экологических видов, принадлежащих к одной группе „жизненных форм“ (life-forms).

„Синузия“ — это простейшая, элементарная единица растительного покрова.

Полупустынные группировки, описанные Гроссгеймом в Мильской Степи и других местностях Азербейджана, сложены по принципу уподобления внутри синузии и по принципу диференциации между синузиями. Виды, входящие в состав разных синузий, часто соответствующих ярусам, в той же группировке высшего порядка по-разному используют пространство (различие в распространении корневых систем) и время (различия в циклах развития), по-разному используют среду и в других отношениях, и таким образом, не вытесняя друг друга, могут существовать внутри группировки. Этот тип группировки, построенный по принципу уподобления внутри синузии и по принципу диференциации между синузиями, более сложен, чем тип группировки только по принципу уподобления, и исторически, по нашему мнению, появился позднее. Синузии (ярусы), построенные по принципу уподобления, здесь способны и к самостоятельному существованию, вне группировки (эфемеретум занимает большие пространства сам по себе).

В полупустынных группировках, собственно говоря, нет „эдификаторов“ — видов, определяющих строй группировки, настолько сильно изменяющих среду, что все остальные виды должны приспособляться к немногим видам — эдификаторам. Существование эдификаторов связано с развитием преобладания (доминирования) одного или нескольких видов. Здесь нет настоящих доминантов.

Гроссгейм, как и мы, считает, что группировки, составленные из свободных синузий, т. е. способных к самостоятельному существованию — более примитивный тип по сравнению с возникшими исторически позднее „настоящими ассоциациями“, составленными из „связанных“, неспособных без больших изменений в своем составе к существованию вне группировки. „В ассоциации“ — пишет он — „связь между агломерациями[1] настолько тесна, что существовать в качестве самостоятельной группировки ни одна из них не может: уничтожение одной из составляющих агломераций ведет за собой более или менее полное исчезновение всех остальных или значительные фитосоциальные сдвиги и изменения в них, совершенно меняющие их физиономию и характер“. В этих словах не выявлена роль доминантов и эдификаторов. „Связанность“, зависимость синузии, достигает своего завершения только в том случае, если одна из синузий (составленная из одного или из нескольких видов) настолько сильно изменяет условия среды (почву и климат, создавая особый фитомикроклимат), что остальные синузии должны приспособляться к этой среде. Степень зависимости синузий друг от друга получается при этом совсем не одинаковая. Буковый полог останется существовать, если мы уничтожим травянистый покров под ним, но синузия травянистых тенелюбов погибнет, если мы уничтожим буковый полог. В последующем изложении мы стремимся проследить в лесных растительных группировках Кавказа взаимоотношения между эдификаторами и остальными подчиненными синузиями, подчиненных синузий между собой, различия в степени связанности различных синузий, изменения их при естественном или искусственном „высвобождении“.

Историю лесного растительного покрова Кавказа надлежит, по нашему мнению, рассматривать, главным образом, в этом направлении.

С этими процессами эволюции растительных группировок неразрывно связана и история отдельных видов, входящих в состав этих группировок. Эволюция форм растительных организмов неотделима от эволюции форм растительного покрова; это — один и тот же процесс.

Основные исторические вехи в этом процессе выработки путей взаимоприспособления растений в условиях совместного существования — следующие:

1) экологическое уподобление,

2) экологическая диференциация,

3) развитие доминантности и приспособления к среде, создаваемой доминантами-эдификаторами.

Развитие взаимоотношений между доминантами-эдификаторами и остальными компонентами знаменует собою, вероятно, новейший крупный исторический этап в эволюции растительного покрова.

---

[1] Синузиями.

Смешанная лиственная лесная формация первобытного (реликтового) типа

Исследователи современной флоры и палеонтологи, останавливавшие свое внимание на вопросах истории лесной флоры Евразии и в частности Кавказа, представляют себе древнюю средиземноморскую растительность состоящей преимущественно из гигрофильно-тропофильных элементов, где большую роль играли вечно-зеленые деревья и кустарники. Н. И. Кузнецов (1909), как вывод из обзора геологических и палеонтологических данных, пишет: „Мы должны допустить, что еще в конце миоценовой эпохи растительность на Кавказе и в Закавказье была богаче теперешней растительности, но однообразнее распределена по Кавказу. Влажный, теплый субтропический климат миоценовой эпохи как главного Кавказского острова (хребта), так и островов Закавказья и Передней Азии, умеряемый окружающими эти страны водными пространствами, давал возможность в нижних поясах этих горных островов процветать роскошной субтропической лесной растительности, а в более высоких зонах этих гористых островов развита была, по всей вероятности, лесная растительность типа современного колхидско-талышинского, которая лишь к концу третичного периода, в плиоценовую эпоху, когда климат сделался значительно холоднее, стала спускаться вниз в нижние пояса гор и мало-по-малу вытеснять субтропическую лесную растительность Кавказа и Закавказья, однообразным лесным покровом одевавшую всю страну, все нижние пояса Кавказских островов, как северного склона Главного кавказского массива, так и южные его склоны, а равно и вышедшие из-под воды части Закавказья и Малой Азии“.

И в другом месте: „Я полагаю, что современная лесная растительность Колхидской провинции и Талыша есть остаток той лесной растительности, которая некогда покрывала весь Кавказ и заходила гораздо выше в горы и гораздо далее на север, чем теперь, т. е. одевала склоны Кубанских и Терских гор и северо-восточные склоны Дагестана и распространялась далее на восток, соединяясь с бывшей третичной лесной флорой Центральной Азии, и далее на запад, покрывая горы Малой Азии, Балканы, Карпаты и т. д. Таким образом, в конце третичного периода Большой Кавказ должен был представлять собою главным образом лесную страну типа современных понтических и ленкоранских лесов, с севера отделенную от лесных стран средней России широким морем, и, следовательно, от них обособленную, с юга же приходящую в большее или меньшее соприкосновение с лесными странами, приблизительно того же типа, персидских, малоазиатских и балканских гор“.

Данные исследований О. Геера и ряда других позднейших палеонтологов позволяют утверждать, что растительность в начале третичного периода распределялась по широтным климатическим зонам.

В глубине третичного периода климат Кавказа стал постепенно становиться более холодным, что вызвало постепенное обогащение его флоры аркто-третичными элементами. Аркто-третичная флора сформировалась в нынешних арктических странах и по мере охлаждения климата постепенно двигалась на юг. На Кавказе постепенно исчезали представители коренной древней тропической, главным образом вечно-зеленой флоры, которая господствовала там в эпоху эоцена и постепенно сходила на-нет в течение миоцена.

В самом конце третичного периода и во время ледникового периода происходило постепенное обеднение этого смешанного третичного леса и обогащение его северными формами.

Лес, наиболее близкий по составу и структуре к древнему третичному, поскольку на этом сходятся мнения всех исследователей, сохранился ныне в нижнем поясе гор колхидской ботанической провинции Кавказа и отчасти Талыша.

Уясним себе наиболее характерные черты этой смешанно-лиственной формации, отличающие ее от позднейшего „обедненного“ типа лиственного леса. Приведем здесь отрывок очень яркого и точного описания колхидского леса, сделанного Н. И. Кузнецовым (1891).

„В окрестностях Сухума — при устье рек Кодора или Гумисты, в любом месте низменной Мингрелии, в Гурии около Озургет, или в Батумском районе — в окрестностях самого Батума или Кобулет, едва путешественник сделает два шага от узкой тропинки, вечно сырой, где грязь не высыхает даже летом, как он очутится в густой чаще леса, сквозь которую ему придется прокладывать путь с помощью топора. Тесно[1] сплотившиеся деревья, принадлежащие к самым разнообразным лиственным породам, образуют своими верхушками сплошной зеленый навес, сквозь который едва проникают лучи солнечного света. Деревья, не отличающиеся высотой или мощным ростом и замечательные скорей густотой своего насаждения, снизу доверху одеты различными лианами, преимущественно икалой или сассапарилью (*Smilax excelsa*), которая перебрасывается с ветки на ветку, с дерева на дерево, окутывает их густой сетью и падает затем вниз длинными спутанными прядями, цепляющимися за платье и вонзающими в тело свои острые колючки при малейшей попытке двинуться вперед. С нею соперничает не менее колючая и цепкая ежевика, особый ползучий вид (*Rubus discolor* W. et N.), взбирающийся довольно высоко на деревья. Некоторые деревья обвиты, точно канатами, другой лианой — *Periploca graeca* L., стебли которой составляют тем не менее немаловажное препятствие для передвижения по лесу. Иные деревья, преимущественно дубы, завиты густой зеленью плюща, покрывающего их сплошной зеленой шапкой, которая совершенно скрывает за собой истинные очертания дерева, делая из него бесформенную массу. Пространство между деревьями занято густой чащей разных колючих кустарников (*Ruscus aculeatus* L., *Cotoneaster pyracantha* L.), боярышника (*Crataegus monogyna* Willd.), падуба (*Ilex aquifolium* L.) и т. д. или же сплошными зарослями вечно-зеленых лавровишни и рододендрона, образующими собой настоящую стену, сквозь которую приходится прокладывать дорогу топором, рубя направо и налево. Там и сям между кустарниками сквозит почти совершенно голая почва, на которой нашли себе приют лишь кое-какие жалкие травы, преимущественно папоротники (*Scolopendrium officinale* Sm., *Polypodium vulgare* L., *Onoclea struthiopteris* Hoffm.). Травянистые растения не могут расти в этой густой, вечносырой и полутемной чаще.

Зато, выбравшись, наконец, на опушку леса, мы найдем по берегам рек или в приморском кустарнике целую массу ярких и красивых цветов, принадлежащих преимущественно флоре востока или средиземноморской области“.

В этом художественном описании отражены характерные особенности колхидского реликтового леса:[2]

---

[1] Разрядка принадлежит везде автору очерка.

[2] Примером третичного смешанного колхидского лиственного леса может служить описанный нами в 1930 г. пробный участок № 100 на склоне к реке Маджаре близ Сухума. Более старые описания леса по реке Маджаре (Дика, 1894, и Динника, 1905) сходятся с нашими.

1) Большое разнообразие растительности в отношении видового состава древесных и кустарниковых пород.

2) Густое стояние деревьев в ущерб их развитию в высоту. ?

3) Разнообразие и обилие подлеска из кустарников.

4) Почти полное отсутствие травяного покрова.

5) Отсутствие резко выраженной ярусности: древесный полог не делится отчетливо на подъярусы, подлесок неясно отделен от низких представителей древесного яруса. Эта характерная черта не отражена в выше цитированном описании, но отмечалась тем же автором в других местах, другими путешественниками и проверена нашими наблюдениями.

6) Отсутствие мохового и лишайникового надпочвенного покрова.

7) Обилие лиан.

Сходными чертами характеризует колхидский лес старый исследователь Кавказа Альбов (1892). Он между прочим также отмечает малое развитие травяного покрова, что, по его мнению, характерно для лесов Абхазии. Постоянными элементами, говорит он, здесь являются папоротники, а мхи и лишайники поселяются только на камнях и стволах.

В общем однообразный третичный смешанный лиственный лес еще издревле должен был расчленяться на нерезко разграниченные и связанные взаимными переходами варианты соответственно речной и вертикальной зональностям. При более теплом и влажном климате и более низкой высоте гор в начале третичной эры влияние высоты над уровнем моря должно было оказывать несравненно меньшее влияние на состав и характер растительности, чем в конце третичного периода и в нашу эпоху. Но реки существовали всегда и издревле, вероятно, долинный тип смешанно-лиственного леса несколько отличается от лесов на склонах. И в настоящее время долинный лес отличается от лесов нижнего пояса гор. Этому способствуют больше всего временное орошение при разливах рек, большая влажность почвы, часто наблюдающиеся явления заболачивания. В долинах наблюдается преимущественное распространение наиболее влаголюбивых древесных и кустарных пород: ольхи, ив, тополей и др. В заливаемых долинных лесах редки вечно-зеленые кустарники: падуб, лавровишня, рододендроны, рускусы — эти растения требуют значительной влажности воздуха, но не растут на слишком влажной, временами пропитанной водой почве.

Мы уделили большое внимание изучению долинных смешанных лесов,— вернее дериватов последних в связи с большим распространением там диких плодовых[1].

К сожалению, наши пробные участки были взяты везде в более или менее сильно нарушенных человеком лесах. Из описаний Кавказа, встреченных нами в ботанической литературе первобытного долинного леса, дает наиболее ясное и яркое представление характеристика Фомина (1900) лесов Алазанской долины в Кахетии. Это — пример хорошо сохранившегося влажного долинного леса.

Первобытный, слабо нарушенный пастьбой свиней лес более континентального типа описан Стояновым (1929). Этот лес находится в приморской Болгарии, расположен в долине реки Kamtschija и тянется до Черного моря. Здесь проходит изотерма января 0° С, июля 22,5°, годовая изотерма = 12° С. Количество осадков в среднем за 10 лет = = 572 *мм*, максимум (1901) = 843 *мм*. Как и на Кавказе, наибольшее количество осадков выпадает весной и в первую половину лета.

---

[1] Очерки по распространению диких плодов на Кавказе подготовляются нами к печати.

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав ассоциаций долинного леса в Приморской Болгарии по реке Kamtschija и сопоставление его с долинным лесом Колхиды

ВИДЫ	Ассоциация с господством ясеня	Влажная ольховая ассоциация	Ассоциация с господством вяза	Ассоциация с господством дуба, прилегающая к холмам	Общие элементы с колхидским лесом
Fraxinus oxyphylla	+	+	+	+	—
Crataegus monogyna	+	+	+	+	+
Ulmus campestris	+	+	+	+	+
Acer campestre	+	+	+	+	+
Carpinus betulus	+	+	+	+	+
Quercus pedunculata	+	+	+	+	+
Rosa dumalis	+	+	+	+	—
Periploca graeca	+	+	+	+	+
Hedera helix	+	+	+	+	+
Vitis silvestris	+	+	+	+	+
Clematis vitalba	+	+	+	+	+
Smilax excelsa	+	+	+	+	+
Evonymus latifolia	+	+	+	—	+
Sambucus nigra	+	+	—	+	+
Corylus avellana	+	+	—	+	+
Crataegus melanocarpa	+	+	+	—	+
Populus alba	+	+	+	—	+
Pirus malus	+	+	—	+	+
Cornus mas	+	+	—	+	+
Rubus caesius	+	+	—	—	+
Salix alba	+	+	—	—	+
Cornus sanguinea	+	+	—	—	+
Viburnum opulus	+	—	+	—	+
Populus nigra	+	+	—	—	+
Alnus glutinosa	—	+	+	—	+
Pirus communis	+	—	—	—	+
Rosa dumetorum	+	—	—	—	+
Solanum dulcamara	+	—	—	—	+
Viscum album	—	+	—	—	+
Salix purpurea	—	+	—	—	+
Rhamnus frangula	—	—	+	—	—
Fraxinus Pallisae	—	—	+	—	—
Quercus cerris	—	—	—	+	—
Fraxinus ornus	—	—	—	+	—
Staphylaea pinnata	—	—	—	+	+
Prunus spinosa	—	—	—	+	+

Виды, встреченные в том же лесном массиве, но не отмеченные в пробных линиях, или встречающиеся в других районах Болгарии в поемных лесах	Ассоциация с господством ясеня	Влажная ольховая ассоциация	Ассоциация с господством вяза	Ассоциация с господством дуба, прилегающая к холмам	Общие элементы с колхидским лесом
Quercus sessiliflora	—	—	—	—	+
Fagus orientalis	—	—	—	—	+
Fraxinus excelsior	—	—	—	—	+
Carpinus orientalis	—	—	—	—	+
Sorbus torminalis	—	—	—	—	+
Prunus insititia	—	—	—	—	+
Ruscus aculeatus	—	—	—	—	+
Acer tataricum	—	—	—	—	+
Juglans regia	—	—	—	—	+

Видовой состав этого леса, как видно из составленной нами по данным Стоянова таблицы 1, беднее, чем в южных вариантах колхидского смешанного леса нижней полосе гор, но очень сходен с составом долинных лесов, интразонально расположенных в среднегорной полосе и на северном склоне Главного Кавказского хребта. На таблице видно, что большинство видов, отмеченных Стояновым, характерно и для колхидских лесов. Как и в них, травянистый покров в ненарушенных местах развит слабо и состоит из тенелюбов. Лианы обильно распространены и представлены видами, общими с Колхидой. Очень сходные по составу и характеру долинные леса Стоянов наблюдал в разных местностях Болгарии. По его словам, в Западной Фракии и Македонии имеются долинные леса сходного типа, но с некоторыми отличиями: например, там встречается *Pirus amygdaliformis*. В лесах подобного типа Стоянов встречал и *Castanea sativa* в среднем течении реки Strum и в долине реки Strumitza.

Обеднение третичного смешанного леса

Стоянов приводит список видов, общих для долинных лесов приморской Болгарии, Колхиды и Вогезов:

Ulmus campestris
Alnus glutinosa
Carpinus betulus
Quercus pedunculata
Fraxinus excelsior
Populus alba
Populus canescens
Vitis silvestris
Clematis vitalba
Hedera helix

В болгарском лесу гораздо больше общих видов с колхидским лесом, чем в вогезском с колхидским.

Стоянов делает заключение, что лес Вогезов — это обедненный болгарский лес, а болгарский лес — обедненный колхидский.

Приведем список видового состава долинного и расположенного на нижних частях склонов гор леса Западных Карпат и Венгерской низменности (Гайек, Hayek, 1916).

Quercus pedunculata
Q. sessiliflora
Q. pubescens
Q. cerris
Carpinus betulus
Ulmus glabra
U. scabra
Acer campestre
Acer tataricum
Tilia cordata
Populus alba
P. nigra
Salix caprea
Evonymus verrucosa
Rhamnus frangula
R. cathartica
Cornus sanguinea
Ligustrum vulgare
Viburnum lantana
V. opulus
Lonicera xylosteum
Sambucus nigra
Pirus communis
P. malus
Prunus avium
P. spinosa
P. mahaleb
P. padus
Corylus avellana
Cornus mas
Crataegus monogyna
Sorbus torminalis

И по опушкам:

Prunus nana (Amygdalus nana)
P. fruticosa (P. chamaecerasus)

Травянистый покров этих лесов довольно развит и богат видами; он содержит много общих элементов с нашими кавказскими участками нарушенных долинных смешанных лесов, например:

Brachypodium silvaticum
Dactylis glomerata
Cephalanthera rubra
Geum urbanum
Astragalus glycyphyllos

Chaerophyllum temulum
Campanula bononiensis
Centaurea stenolepis
Festuca gigantea
Aegopodium podagraria и др.

Здесь мы имеем пример смешанного леса менее обедненного, чем вогезский. Состав его очень сходен с интразональными долинными лесами букового и пихтового пояса на северном и на южном склонах Главного Кавказского хребта и смешанными лесами Новороссийского и Туапсинского округов Крымской ботанической провинции (по делению, установленному Гроссгеймом и Сосновским, 1927). Примеры, помимо наших пробных участков, можно найти в описаниях Поярковой, Н. Кузнецова и др.

Постепенное обеднение видового состава по направлению от нижней лесной зоны Колхидской ботанической провинции вверх и на север имеет место не только в отношении долинных лесов, но, пожалуй, еще в более сильной степени — в отношении к смешанным лесам нижних частей склонов гор, прилегающих к долинам.

При этом обеднении характер леса изменяется в следующих направлениях:

1) Уменьшение общего числа видов.

2) Обеднение более влаголюбивыми и теплолюбивыми южными представителями.

3) Уменьшение количества лиан в видовом и количественном отношениях вплоть до почти полного их исчезновения.

4) Уменьшение густоты стояния деревьев.

5) В связи с уменьшением густоты древесного полога более сильное развитие травянистого покрова и обогащение его более светолюбивыми опушечными луговыми и иногда степными представителями.

В первобытных влажных лесах колхидского типа травяной покров, как мы уже отмечали, весьма скуден и представлен немногими тенелюбами. Так, Фомин для лианового смешанного леса по реке Алазани отмечает, как характерные, следующие виды:

Asperula odorata
Circaea lutetiana
Sanicula europaea

Geranium Robertianum
Salvia glutinosa
и папоротники.

В обедненных кавказских лесах и особенно в нарушенных, наблюдается пестрый состав, и при сильном нарушении встречаются даже рудеральные элементы.

Этот процесс обеднения первобытного третичного леса в отношении древесных и кустарниковых пород имел место не только на Кавказе, но всюду в Евразии, где оказало влияние изменение климата, завершившееся ледниковым периодом.

Подпера (1925) рисует этот процесс обеднения следующим образом:

Уже в третичное время на горах Евразии был лес, который с конца плиоцена, при наступившем ухудшении климата стал спускаться в более низкие зоны и постепенно занимал территорию, занятую раньше термо-тропофильными элементами. То же было и в меридиональном направлении. Ледниковый период произвел большую редукцию форм, и поэтому верхний ярус составлен теперь немногими видами. Постепенное изменение характера этих лесов в направлении на NW служит меркой для ориентировки в европейских лесах. С другой стороны, исходим мы из средиземноморских горных лесов, которые имеют аналогов на Кавказе, в Крыму и в Болгарии. На почве постепенного обеднения сопровождающих элементов приходим мы к понятию среднеевропейского лиственного леса. Леса Балканского полуострова по восточному берегу Черного моря имеют общие черты с колхидским. Они, как мы видим на примере массива при реке Kamtschija, наименее обеднены по сравнению с последним. Они представляют собой нечто среднее между средиземноморским и европейским горным смешанным лесом. Следующая ступень обеднения это — Карпаты, где повидимому были „убежища“ во время ледникового периода. Спутники лесов на Карпатах, как отмечают многие исследователи, обнаруживают большее богатство и самостоятельность типа по направлению к SO. Следующие степени обеднения находим по направлению к NW и W.

Этот процесс обеднения первобытного третичного смешанного леса мы можем наблюдать, в своем ярком выражении и во многих переходных стадиях, на Кавказе в вертикальном направлении—по мере поднятия в горы, и в меридиональном—на север, восток и, более постепенно, на юг от центра Колхидской ботанической провинции—в направлении изменения климата в сторону континентальности, большей сухости и похолодания.

Процесс выделения консоциаций

В истории кавказского леса намечаются три последовательных крупных эпохи: 1) тропический лес, 2) лес типа колхидского, но более богатый и распространенный на большей территории, 3) современный тип обедненного леса.

Бью (Bew, 1927) высказывает следующие соображения относительно экологической диференциации в первобытном тропическом лесу, который господствовал на большой части северного полушария до половины третичного периода. Благодаря очень благоприятным условиям для жизни растительности внешние по отношению к ценозу условия сравнительно мало влияли на экологическую диференциацию типов растений. Но зато влияние „живой среды“ („living environment“) играло очень большую роль. Последнее выражалось и во влиянии на неорганическую среду и в конкуренции растений по отношению к свету, пространству и т. д. Мир животных и особенно насекомых также был одним из факторов эволюции. Экологическая диференциация выразилась в различии деревьев по высоте; во многих семействах эволюционировали лиановые и эпифитные типы. И те и другие должны быть признаны за очень древние синэкологические типы.

Кенойер (Kenoyer, 1929) следующим образом характеризует тропический лес в Barro Colorado (небольшой остров по середине Панамского канала) около 10° с. ш. Годовое количество осадков здесь = 2750 *мм*. Относительная влажность воздуха высока (средняя годичная = 83,3%), очень равномерная. Видов древесных пород очень много, и редко один вид скопляется в одном месте в большом числе индивидуумов. Очень много эпифитов и лиан. Свет очень скуден под пологом леса, и поэтому количество кустарников не велико; травянистый покров очень скуден. Автор приводит следующую таблицу, характеризующую распределение видов по эколого-биологическим типам 1) для тропической зоны Barro Colorado) и 2) умеренной (Мичиган).

	1 Тропическая зона Barro Colorado Процент видов	2 Умеренная зона Мичиган Процент видов
Деревья	22,4	7,8
Кустарники	17,1	7,9
Лианы	15,1	1,7
Водные травянистые растения	4,6	5,4
Многолетние травы	20,6	58,3
Однолетние и двулетние травы	8,7	18,1
Эпифиты	10,4	0,0
Паразиты и сапрофиты	0,7	0,9
	100	100

Беркилль и Гендерсон (Burkill and Henderson, 1925) приводят следующие цифры для девственного леса Малайского полуострова.

	Процент видов
Деревья	31,0
Кустарники	19,0
Лианы	22,0
Травы	18,0
Эпифиты	10,0

На такое же резкое преобладание древесных видов и большое разнообразие их в пределах небольшой площади указывает Mc. Lean (1919) для влажного тропического леса южной Бразилии. Характеризуя необычайное разнообразие видов древесных в тропиках, сосредоточенное на небольшой площади, Варминг (1852)[1] приводит 400 видов на 4 кв. милях близ Lagoa Santa.

В более древний период экологической диференциации в условиях тропического леса превалировала диференциация биотических экотипов (приспособление к живой среде). Исторически позднее началась в широком масштабе климатическая диференциация, т. е. формирование типов, приспособленных с одной стороны к более холодным, с другой — к более сухим условиям местообитания. При этом одновременно шло и формирование более приспособленных к изменившимся условиям типов растительного покрова и составляющих их экологических типов растений.

Субтропические типы леса — производные тропических типов. Сохраняя некоторые общие характерные черты, тропический лес и прежде, как и теперь, подразделялся на более или менее особые типы, соответственно различным географическим областям. Лес тропической зоны Западных Гималаев (ниже 1535 *м*, 2000 — 2500 *мм* осадков), по описанию Герске (Herske, 1929), состоит из невысоких деревьев. Высокие деревья редки, очень много сравнительно невысоких деревьев и кустарников, которые образуют густую чащу. Эпифитов немного; лианы очень обильны. Очень вероятно, что древний тропический лес Кавказского края несколько походил в отношении структуры на этот гималайский лес. Характерные черты его структуры перешли к позднейшему лесу субтропического характера и сохранились отчасти и в современном колхидском лиановом лесу — это большое количество видов деревьев и кустарников, густота древесного яруса в ущерб высоте деревьев, обилие лиан, слабое развитие травяного покрова. С древними типами тропического и субтропического леса роднит колхидский лес отсутствие ясно выраженных доминантов, т. е. там нет исключительного преобладания одного вида на большом протяжении. Зачатки доминирования, правда, здесь имеются: в зависимости от изменения почвы и условий увлажнения преобладание в древостое переходит то к одному, то к другому виду, но характер леса все же остается смешанным, и при различных относительно преобладающих видах видовые списки группировок очень мало меняются. Эти колебания доминирования слабо отражаются на структуре группировки и составе сопутствующих видов. У нас не было взято пробных участков в одном и том же массиве смешанного леса с точными подсчетами видов, но очень хороший пример мы извлекли из описаний Стоянова (1929) долинного болгарского леса на реке Kamtschija, о котором была речь выше (стр. 376). Стояновым даны списки видов, подсчитанных им на пробных линиях в 100 *м*, проложенных через один массив леса, но при местном доминировании различных пород. Мы составили общую таблицу для участков: 1) с преобладанием ясеня, 2) с преобладанием вяза, 3) с преобладанием ольхи на особо увлажненных местах долины и 4) группировки, прилегающей к холмам, окружающим долину с господством дуба и граба. Из 36 видов деревьев, кустарников и лиан 12 видов, т. е. $^1/_3$, отмечены для всех четырех группировок, а группировки с преобладанием ясеня и вяза имеют 23 общих вида из 36 (64%). Ольховая группировка из 18 встреченных в ней видов имеют 15 видов (83%) общих с группировкой с преобладанием ясеня. Ассоциация, прилегающая к холмам, с господством дуба и граба, имеет 17 общих видов из 21 (81%) с более богатой по видовому составу группировкой с преобладанием ясеня. Различия в отношении видового состава группировок, отличающихся между собою по преобладающей породе, состоят главным образом в отсутствии в одной из них части видов и в меньшей степени в появлении новых видов. Различия эти, конечно, еще более сгладились бы, если бы подсчеты были произведены не на линиях, а на площадях значительного размера.

---

[1] По Рюбелю (1930).

Древний субтропический кавказский лес и современный обедненный тип колхидского смешанного леса представляют собой полидоминантные ассоциации. В современную эпоху, помимо этой реликтовой смешанной ассоциации, существует на Кавказе еще целый ряд консоциаций, т. е. группировок с одним ясно выраженным доминантом. Эти настоящие консоциации сильно различаются между собою по структуре и сопутствующим видам, по сравнению с теми зачаточными консоциациями, которые наблюдаются в смешанном лесу при местном доминировании одной древесной породы на небольшом сравнительно пространстве (см. пример их на табл. 1). Массовое распространение консоциаций в лесах Кавказского края характеризует собою эпоху, следующую за той более древней эпохой, когда господство принадлежало почти исключительно смешанному полидоминантному лесу.

Выделение консоциаций это—одна из форм интенсивного процесса обеднения—сведения числа доминантов первого яруса до одного. Этот процесс связан с выпадением, гибелью многих видов и форм лесных растений. Но противоречия гибели переходят здесь в противоречия развития—развиваются новые типы растительного покрова и новые формы растений.

Выделение консоциаций из смешанной группировки наблюдается и в травянистых ассоциациях. Так, по описанию Михеева (1929), в Хизинском районе Азербейджана „полынная формация“ формируется из комплексной растительности полыни и солянки, где консоциации основных доминантов занимают небольшие площадки. Образование „полынной формации“ связано с выделением из комплекса консоциаций одной из них и распространением последней на большой территории.

Баранов (1928), говоря о растительности в юго-восточном Алтае на основании данных Алтайско-Саянской экспедиции 1926 г., приходит к заключению, что „степные и горно-тундровые элементы соприкасаются между собой в ассоциациях щебнистой и лишайниковой тундры“. В этом районе, по мнению Баранова и Крашенинникова, можно наблюдать последовательное расхождение степных и горно-тундровых элементов из комплексных ассоциаций. В процессе исторического обособления тундровых и степных группировок из горных ассоциаций (точка зрения В. Комарова и А. Толмачова) не малую роль должен играть процесс выделения из полидоминантных и комплексных группировок—группировок с меньшим числом доминантов и монодоминантных консоциаций.

Процесс выделения консоциаций играл весьма большую роль и в историческом развитии культурной растительности. Согласно исследованиям Н. И. Вавилова (1926), формы культурной ржи постепенно выработались из сорных, которые и сейчас весьма распространены в Средней Азии в смешанной ассоциации с пшеницей. Рожь более, чем пшеница, приспособлена к холодному климату и легким почвам—поэтому, при распространении культуры пшеницы на северо-запад, рожь выделилась в самостоятельную культуру; в этом процессе выделения ржаной консоциации эволюционировали формы ржи, способные к самостоятельному существованию в чистом посеве.

Подобным же образом культура овса исторически возникла путем выделения консоциации сорного овса из смешанной ассоциации полбы и овса (Н. И. Вавилов, 1926).

Согласно нашим исследованиям (1930), подобным же образом произошла культура рыжика (*Camelina sativa*) из смешанной ассоциации льна и *Camelina*.

И везде этот процесс выделения консоциаций имеет другой своей стороной формообразование: формы ржи, овса и рыжика, которые строго приурочены к посевам пшеницы, полбы, льна, в тех или иных отношениях уподобляются своим доминантам или содоминантам (т. е. соответственно—рожь—пшенице, овес—полбе и рыжик—льну), а формы, распространенные преимущественно в чистых посевах, во многих отношениях отличаются от сорных.

Таким образом процесс выделения консоциаций из полидоминантных ассоциаций наблюдается теперь и имел место в историческом разрезе не только в лесной, но и в травянистой растительности. Однако, приведенные примеры для травянистой растительности относятся к довольно примитивным формам последней. По отношению к высокоорганизованной и экологически внутри себя сильнее диференцированной лесной растительности этот процесс выделения консоциаций должен отличаться специфическими особенностями и протекать сложнее и многообразнее. На более детальном и конкретном освещении этого процесса мы остановимся в дальнейшем изложении.

Структурные формулы растительных группировок

Основная единица растительного покрова это—синузия. В ценозах синузии находятся в различных отношениях „связанности“—зависимости друг от друга. Эта зависимость выражается прежде всего в доминировании одних синузий над другими, которое может иметь место наряду с доминированием одного или нескольких видов внутри синузии. Характер сложной растительной группировки — ценоза — прежде всего определяется своими синузиями и доминантами. Роль так называемых „константов“ сильно преувеличена работниками Упсальской школы. Малое значение константных видов по сравнению с доминантами ярко выявлено в ряде работ Катца (Katz, 1930) над болотной растительностью СССР. Согласно его исследованиям, состав константов определяется доминантами. Если доминанты изменяются в каком-нибудь ярусе — меняются и константы.

Не так легко провести грань между физиогномическими группировками (ярусами) внутри ассоциации и синэкологическими (синузии). В кавказских лесах эти группировки более или менее совпадают. Ярусы здесь это — крупные синузии, внутри которых могут быть выделены более мелкие синузии. Основные ярусы - синузии, которые мы кладем в основу классификации лесных группировок Кавказа, следующие.

I. Древесный ярус (иногда делится на два подъяруса).

II. Подлесок, который мы называем условным обозначением „широколиственный подлесок“ — это по большей части европейские, мягколиственные виды, как орешник, бузина, бересклеты, крушина, свидина (*Cornus sanguinea*), боярышники и др. Эти кустарники не образуют никогда плотно сомкнутых зарослей и не образуют самостоятельных группировок, состоящих только из них.

III. Ярус покровных кустарников: лавровишня, рододендроны, падуб, *Azalea*. Эти кустарники иногда образуют самостоятельные заросли, они могут образовать под лесом очень густой покров, мешающий развитию травяного покрова.

Они представляют собой синэкологически совсем другую группу, чем „широколиственный“ подлесок, и не могут быть отождествляемы с ним. Они могут, каждый сам по себе и группируясь с другими „покровными“ кустарниками, составлять особые синузии внутри группировок, но их в целом можно противополагать „широколиственному подлеску“, как особую от него крупного порядка синузию (на синэкологических взаимоотношениях отдельных видов „покровных“ кустарников мы будем неоднократно останавливаться в дальнейшем изложении). Иногда ярус покровных кустарников делится на два подъяруса. Если принимать во внимание только разницу по высоте, то не всегда можно провести ясную грань между II (широколиственный подлесок) и III (покровные кустарники): иногда лавровишня образует заросли под пологом леса не ниже подлеска из орешника, и обратно, такие виды, как бирючина, свидина, иногда образуют очень низкий подлесок.

Здесь деление более синэкологическое, чем физиогномическое. Ожину (*Rubus*) мы несколько условно причисляем к III (покровные кустарники); это — лиана, но она большею частью образует „покров“ в группировке, и ее экологически и физиогномически трудно причислить к внеярусной растительности, куда вообще относятся лианы и эпифиты.

IV — травяной покров.

V — напочвенный моховой и лишайниковый покров.

Исчерпывающее понимание растительной группировки состоит в изучении всех составляющих ее синузий, в их взаимоотношениях между собой и с внешней средой. Для общей же характеристики лесной группировки (и физиогномической и синэкологической) мы предлагаем структурные формулы, соответственно главным намеченным выше сборным крупным синузиям-ярусам.

Эти основные синузии - ярусы обозначаются римскими цифрами, согласно выше данным указаниям. Если ярус составлен из нескольких или многих видов, без ясного доминирования, то это обозначается знаком ∞ (полидоминантность). Явные доминанты обозначаются начальными латинскими буквами их названий. Полное развитие яруса (занимает более $^1/_2$ площади почвы) обозначается знаком ○ (полный круг), неполное его развитие (около $^1/_2$ площади) обозначается ⌓ (полукруг), отсутствие — знаком минус (—). Деление древесного яруса или другого яруса на подъярусы обозначается чертой, под которой пишется доминант нижнего подъяруса. Если нет ясной границы между ярусами или подъярусами, например между подлеском и нижним подъярусом древесного яруса, то они соединяются в формуле стрелкой. Пользуясь такими формулами, очень легко записывать структуры встречающихся группировок при самом беглом осмотре их, не слезая с лошади.

Нижеприводимая таблица 2 дает схему структуры всех встреченных в районе нашего обследования лесных группировок Кавказа.[1]

Важнейшие лесные консоциации Кавказа и их происхождение

1. Ольшатники

Ольховые консоциации наиболее тесно связаны со смешанными лесами, именно с долинными их вариантами. *Alnus barbata*—доминант кавказского ольшатника — древне-восточно-средиземноморская форма.

Вероятно, и до ледникового периода ольшатники занимали прирусловые части долин в дельтах рек, вообще влажные местообитания. Ольшатники южных долин богаче по видовому составу, чем долин, расположенных по северную сторону Главного хребта. В колхидской провинции можно наблюдать разные переходные ступени от ольховых консоциаций к смешанным лесам. Переход к консоциациям — чистым ольховым насаждениям — выражается в обеднении древесными и кустарниковыми видами. Это обеднение, начиная от нижней зоны колхидских лесов, идет в вертикальном направлении и по направлению к северу. При таком обеднении получается настоящий „голый“ тип ольшатника, обычно с хорошим бонитетом ольхи и с слабо развитым травяным покровом, состоящим из тенелюбов, — черта, роднящая „голый“ тип ольшатника со смешанным лесом. Более сильное развитие травяного покрова — явление вторичное, связанное с нарушением группировки рубкой или пастьбой. Ольшатники с ярусом покровных кустарников — редкий тип, не занимающий больших площадей.

2. Дубняки

Видовое многообразие видов *Quercus* (Schottky, 1912) сосредоточено теперь в областях с значительными климатическими колебаниями, с более или менее ясно намеченным чередованием сухого и влажного времени года (восток Средиземноморской области, Тихоокеанская Америка и Мексика). Все исследователи этого вопроса сходятся на том, что представители дубов с вечно-зелеными листьями более древние, чем „летние“ их виды с более мягкими опадающими листьями. К последним относятся арктотретичная ветвь рода *Quercus* — виды секции *Robur*, которые образуют большие массивы — консоциации на сухих хорошо освещенных склонах района нашего обследования. По мнению Schottky (1912), дубы секции *Robur* нельзя объединить в один эволюционный ряд: одни формы примыкают к европейским, другие—к азиатским, третьи—к американским видам.

Мнения различных исследователей расходятся по вопросу о том, когда дубы, близкие к секции *Robur*, появились в Европе. Некоторые, напр.

---

[1] Табл. 2, см. Бот. Журн. СССР т. 18, № 6, в конце ч. II настоящей работы.

Ирмшер (Irmscher, 1929), полагают, что они появились в Европе уже в миоцене, другие относят их появление к гораздо более позднему периоду. К сожалению, палеонтология не дает нам данных для суждения о характере форм дубов, распространенных на Кавказе в глубине третичного периода. Согласно исследованиям Палибина (1915), в Восточном Закавказье в верхнем плиоцене существовал дуб, очень близкий или тождественный с *Quercus pedunculata* Ehrh.

В настоящее время дубы этой группы, особенно циклы форм, объединяемые под названием *Q. pedunculata* и *Q. sessiliflora*, занимают очень видное место в лесном растительном покрове нижней зоны Кавказских гор. Они входят в состав смешанного леса на склонах и по долинам, как постоянный член. Переходными типами между смешанными лесами и дубовыми консоциациями могут быть названы дубово-грабовые леса. Это — еще влажный тип леса с большим количеством лиан (напр. леса по Алазани), с большой примесью других древесных и кустарниковых видов, но с преобладанием двух доминантов. Травянистый покров здесь не развит и состоит из тенелюбов. Консоциации с явным господством одного доминанта — дуба — приурочены к светлым, сухим склонам южных румбов. На таких склонах дуб иногда заходит интразонально и в выше расположенную буковую зону, а по интразональным смешанным долинным лесам заходит даже и в пихтовую зону. Существуют все степени перехода от смешанного леса к чистым дубнякам через дубняки с большою примесью других деревьев и кустарников.

Дубняки отличаются в общем гораздо более редким древостоем, чем буковые леса; эта светолюбивая порода не выносит такой степени сомкнутости, как бук. Поэтому для дубняков характерен довольно хорошо развитой травянистый покров, что их отличает от девственного смешанного леса. Первоначальный и наиболее древний элемент в этом покрове составляют те лесные тенелюбивые виды, которые перешли в дубовые консоциации из девственного смешанного леса. Позднее сюда присоединились более светолюбивые, преимущественно европейские лесные, опушечно-полянные и даже степные элементы (*Coronilla varia*) и др. Из древних травянистых форм для дубняков стал особенно характерным папоротник-орляк, который входит в состав и смешанного лианового колхидского леса, хотя большею частью и приурочен там к более осветленным местам (близкие формы были находимы еще в миоцене). Дубняки с травяным покровом Querceta) herbosa) составляют центральный, составленный из нескольких подтипов, тип дубовых консоциаций, где при отсутствии нарушения рубкой и пастьбой дуб в районе нашего обследования достигает лучшего бонитета. Этот тип дубняка и также грабинниковые дубняки наиболее связаны со смешанной лиственной ассоциацией переходами.

Грабинниковые дубняки — самый южный тип — и тоже связан со смешанными лесами переходами. Это — ксерофитизированный ценоз по сравнению со смешанным лесом.

Querceta azaleosa обычно занимают более сухие местообитания, чем ненарушенные Querceta herbosa. Не следует забывать, что Querceta azaleosa при сильном нарушении пастьбой могут переходить в особый тип нарушенного дубняка с травяным покровом. Дубняк с хорошо развитым ярусом из ожины (*Rubus*) — довольно редкий тип и может быть даже вторичный (развившийся при нарушении ценоза деятельностью человека). Таким образом из дубняков с консоциациями второго порядка распространенными является только Quercetum azaleosum с ярусом из *Azalea pontica*. Этот тип широко распространен не только на южном склоне, но и по северную сторону Главного Кавказского хребта; это тип экологически и вероятно генетически дальше отстоит от смешанной лиственной ассоциации, чем Quercetum herbosum и Quercetum carpineto-herbosum.

В районе нашего обследования распространены три цикла форм дуба, объединяемых обыкновенно в виды: *Q. sessiliflora*, *Q. pedunculata* и *Q. armeniaca*. Все три обнаруживают поразительный полиморфизм в отношении почти всех признаков. Всюду (напр. в окрестностях Майкопа) мы наблюдали большое разнообразие форм на небольшой площади; местами трудно найти два совершенно одинаковых дерева. Все три вида вместе можно иногда встретить в районе наиболее благоприятном в климатическом отношении для лесной растительности: в Колхидской ботанической провинции и в западной части Кубанской ботанической провинции (по делению Кузнецова), где вообще очень сильное влияние колхидской флоры. Каждый из этих видов имеет свою особую экологическую физиономию. *Quercus armeniaca*—наиболее влаголюбивый и наиболее теплолюбивый вид. Он распространен только в Колхидской ботанической провинции и прилегающей части Майкопского округа, где ютится по защищенным балкам и ущельям. В горы он редко поднимается выше 1000 *м.* Наиболее холодостойкий из трех—*Q. sessiliflora* — поднимается в горы выше 2000 *м.* Менее, повидимому, холодостойким оказывается *Q. pedunculata*, не поднимающийся выше 1600 *м.* Но последний является самым ксерофильным из трех, судя по характеру его местообитаний и по его распространению в сухих степных местностях.

Переходные и заходящие формы связывают эти виды. Повидимому эти три вида и вероятно также *Q. pubescens*, который нам не приходилось изучать по линиям наших маршрутов, составляют в совокупности один coenospecies[1], а каждый из них — это экологический вид (ecospecies), который постепенно образовался в процессе экологической диференциации.

В. Н. Андреев в своей статье о гомологических рядах в изменчивости дубов (1927) высказывает следующее мнение о происхождении *Q. pubescens*, *Q. pedunculata* и *Q. sessiliflora*. „Возможно, что еще в недавнем геологическом прошлом существовала проматеринская форма наших дубов *Q. robur* s. l. Со временем эта форма распалась на 3 новых современных вида — на черешчатый, сидячецветный и пушистый дубы“. И далее: „процесс образования современных наших дубов происходил не только в Европе, но и на Кавказе, в Крыму и Малой Азии“. Эта „проматеринская форма“, о которой говорит В. Андреев, по нашему представлению, составляла большой комплекс форм, слабо диференцированных экологически, соответственно слабой диференциации типов лесных группировок и экологических форм растений арктотретичной флоры в начале ее переселения к югу Европы. Возникновение наших видов дубов, по мнению В. Андреева, „относится приблизительно к тому периоду, когда ледник, наступивший с севера на юг, отодвинул сюда и древесную растительность или же, возможно, к несколько более раннему времени — к концу третичного периода, в связи с изменением климатических условий“.

Мы полагаем, что выделение этих видов происходило в течение плиоцена, ибо в верхнем плиоцене Палибин уже установил существование в Закавказье *Q. pedunculata*. Мы согласны с В. Андреевым в том, что формирование наших видов имело место на юге, и скорее всего, по нашему мнению, в предгорьях и нижней горной полосе средиземноморских горных хребтов. Недаром, при продвижении на север, в Западной Европе дуб всегда выбирает теплые сухие местообитания и любит селиться по склонам гор. Согласны мы с В. Андреевым и в том, что формообразовательные процессы при этом имели место на широком географическом пространстве: „не только в Европе, как он пишет, но и на Кавказе“. Мы полагаем даже, что особенно интенсивно эти формообразовательные процессы происходили на восточной части Средиземноморской области: Кавказе, Балканском полуострове, вообще на так называемом „ближнем востоке“. На Кавказ, вероятно, попал еще богатый комплекс форм из общего огромного арктотретичного комплекса, еще не обедненный предыдущим процессом экологической диференциации.

---

[1] Термины „coenospecies“ и „ecospecies“ мы употребляем в смысле Турессона (1929) и Грегора (1931).

Древнейшие формы, появившиеся на Кавказе и в других местах на юге Европы, входили в состав смешанного леса; они двигались на юг вместе со смешанным лесом и на юге вошли в состав того смешанного леса, который образовался путем смешения арктотретичных элементов с исконными средиземноморскими формами. Затем в процессе экологической диференциации растительного покрова и растительных форм и также отчасти и одновременно под влиянием географической изоляции (островной и орографической) начали вырабатываться новые местные формы (сложный процесс, связанный не только с элиминацией форм и перекомбинацией признаков, но и с мутационным процессом).

Более древние формы дуба, входившие в состав доледникового колхидского леса, были, вероятно, ближе к *Q. armeniaca*, чем к другим нашим видам. *Q. armeniaca*, в настоящее время гораздо реже образует чистые насаждения — консоциации, чем другие виды. Это — самый влаголюбивый и теплолюбивый вид. Характерно даже то, что он не достигает таких огромных размеров, как другие близкие виды. Медведев (1919) даже пишет про него, что он лишь „иногда достигает размеров крупного дерева“. А как мы отмечали раньше, древний колхидский лес не отличался в общем особой высотой и вообще крупными размерами деревьев. Несомненно, очень древний *Quercus pontica*, дуб, относящийся к другой ветке рода *Quercus*, вероятно исконно средиземноморской, представляет собой небольшое дерево. Таким образом мы не можем согласиться с В. Андреевым, что *Q. armeniaca* — вид самый новый из наших дубов, недавно отчленившийся от *Q. sessiliflora*. Как экологический тип, это — наиболее древний из них, а так как мы рассматриваем наши дубы, как ecospecies, то он должен быть сочтен за самый древний вид из них.

В дальнейшем, в процессе экологической диференциации растительных группировок площадь под смешанным лесом стала сокращаться, и начали все более и более завоевывать пространство „чистые“ насаждения — консоциации. И вот, в связи с выработкой консоциаций на сухих светлых склонах в разных местах Средиземноморья выработались циклы форм, объединяемых нами под видовыми именами: *Q. sessiliflora*, *Q. pedunculata*, *Q. pubescens*. В разных районах этот процесс образования и расселения консоциаций происходил в различных условиях, и первоначальная популяция, переселившаяся с севера, тоже не была всюду строго одинаковой по составу. Вот почему в разных местах образовались свои местные циклы форм, и кавказские формы напр. *Q. sessiliflora* не тождественны с *Q. sessiliflora* Западной Европы. Воронов (1925) предлагал даже выделить кавказские формы *Q. sessiliflora* в особый вид.

Формообразовательные процессы у кавказских дубов секции *Robur* продолжались, несомненно, и в послеледниковый период, особенно во время существовавшего, по мнению многих исследователей, ксеротермического периода, когда площадь под сухими местообитаниями и — соответственно дубовыми консоциациями — должна была возрасти в ущерб более влаголюбивым смешанным и буковым лесам.

Эти процессы формообразования несомненно не закончились и в наше время.

Таким образом мы пришли к следующим заключениям относительно кавказских дубов из секции *Robur*, *Q. armeniaca*, *Q. sessiliflora* и *Q. pedunculata*:

1) Циклы форм этих дубов в современном их виде — образования автохтонные: сформировались здесь же на Кавказе.

2) Процессы формирования циклов форм *Q. sessiliflora* и *Q. pedunculata* были связаны с процессами обособления и массового распространения консоциаций на сухих открытых склонах, что произошло в сравнительно новое геологическое время (по сравнению, напр., с более влаголюбивыми консоциациями бука).

3) Автохтонностью, сравнительно недавним происхождением и еще продолжающимися в настоящую эпоху процессами формообразования объясняется то необычайное богатство форм дубов, которое поражает глаз наблюдателя на склонах кавказских предгорий и в нижней горной зоне.

3. Буковые консоциации

Род *Fagus* известен еще из мезозоя (верхний мел). По исследованиям Эттингсгаузена (Ettingshausen, 1894), ископаемые буки северного полушария представляли собой смесь большого количества близких форм, которые, по мнению Леммермайра (Lämmermayr, 1923), скорее следует считать за разновидности, чем за виды.

Дю-Рие (Du Rietz, 1930), основываясь главным образом на палеонтологических изысканиях Эттингсгаузена (1894), а также на более новых исследованиях третичной флоры Балканского полуострова Стоянова и Стефанова (1929), представляет себе историю бука следующим образом: „Популяция *Fagus* в третичную эпоху, повидимому, составляла один широко распространенный и очень полиморфный сингамеон[1] (*Fagus Feroniae* Ung.), который содержал в себе все формы существующих теперь видов бука, но в нем доминировали другие формы, только случайно появляющиеся в современных буковых популяциях („атавистические" формы в смысле Эттингсгаузена и Кразан (Krasan, 1888—1889). В процессе изоляции и редукции полиморфизма чрезвычайно полиморфный сингамеон диференцировался на менее полиморфные современные виды Европы, Западной и Восточной Азии и Северной Америки, но до сих пор признаки форм, господствовавших в третичное время, так же, как и других теперь существующих видов, могут обнаруживаться случайно в некоторых современных видах".

Таким образом, в третичный период бук в большом количестве форм входил в состав смешанного леса и был распространен гораздо шире, чем в настоящее время. Но надо думать, и тогда огромный комплекс форм или сингамеон не был таким однородным по составу форм на всем протяжении своего обширного ареала, как это представляет себе Дю Рие. Однообразие тогдашнего климата и однородность в характере лесной растительности явно выступают по сравнению с современной эпохой, но они не были абсолютными. Наибольший полиморфизм рода *Fagus*, повидимому, сейчас сосредоточен в Восточной Азии. Возможно, что эта область была коренным очагом возникновения рода. По Градманну (Gradmann), переселение бука в Европу происходило по линии: Восточная Азия — Алтай—Аральское море — Каспийское море—Кавказ — Малая Азия. По мнению некоторых ботаников (Н. И. Кузнецов, Липский), кавказский бук (*Fagus orientalis* Lipsky=*F. asiatica* (DC) Winkl.) по морфологическим признакам занимает промежуточное место между буком европейским (*Fagus silvatica*) и самым распространенным из восточно-азиатских видов бука, *Fagus Sieboldii*, который, по мнению многих ботаников, близок к исходным третичным формам северного полушария. Европейский и кавказский буки очень сходны между собой в морфологическом и экологическом отношениях. Оба они требуют значительной влажности воздуха, но, согласно наблюдениям Стоянова (Stojanoff, 1930) в лесах Балканского полуострова *Fagus orientalis* требует более высокой температуры воздуха и, может быть, и другой почвы, чем *Fagus silvatica*. Поэтому *Fagus orientalis* встречается на Балканском полуострове ниже *Fagus silvatica*, в сырых долинах. По исследованиям Стоянова, промежуточные формы между *F. silvatica* и *F. orientalis* очень распространены там: в Восточных Балканах целые леса образованы промежуточными формами.

---

[1] Термин „сингамеон" принадлежит Лотси; Дю-Рие придал ему более широкое значение, и мы в дальнейшем изложении следуем его примеру.

Вульф (1929) высказывает мнение, что в Крыму растут оба вида: *F. silvatica* и *F. orientalis*, и также гибриды между ними. После обстоятельного исследования Поплавская (1923) приходит к другим заключениям. Она полагает, что „бук, растущий в Крыму, принимая во внимание весь комплекс его признаков, представляет собою особую географическую расу, в некоторых отношениях промежуточную между кавказской и западно-европейской расами, и при значительной изменчивости своих признаков, что также характерно и для кавказского и для европейского буков, в крайних своих модификациях приближается к этим последним“.

По нашему мнению, *Fagus orientalis* и *F. silvatica* это — крупные климатипы, возможно разбивающиеся на климатипы второго порядка с меньшими ареалами. Эти климатипы, как мы видели, связаны промежуточными формами. В распределении этих климатипов проявляется до известной степени широтно-меридиональная экотипическая зональность: юго-восток (Кавказ) — *Fagus orientalis*, промежуточные географические области по направлению на запад (Крым и Балканы) служат сосредоточием промежуточных форм; крымский бук (*Fagus taurica* Popl.) представляет собой, повидимому, довольно крупный промежуточный климатип; далее на запад и север — область распространения северо-западного климатипа — *F. silvatica*.

Диференциация на климатипы несомненно началась еще в очень раннюю пору истории бука, когда он двигался в Европу из Восточной Азии, ибо климат огромной территории, занятый тогда лиственным смешанным лесом, мог быть только относительно однообразным. *Fagus orientalis* рассматривается многими, как промежуточный тип между *F. Sieboldii* и *F. silvatica*. Это как бы вехи древнейшей меридионально-широтной экотипической зональности. В более новый период истории бука, во время ледникового периода, произошли сильное сокращение и разрыв ареала, занятого третичным комплексом форм этого рода. В формировании современных видов играли роль не только экологическая (главным образом климатическая) диференциация, но и географическая изоляция. Последняя всегда сопровождается первой. Некоторые виды бука несомненно сформировались по типу геоклиматипов.[1] Но *Fagus orientalis* и *F. taurica*, по нашему мнению, скорее климатипы, принимая во внимание наличие большого количества промежуточных форм и известную закономерность в их меридионально-широтном и вертикальном распределении.

---

[1] Для типов, сформировавшихся под влиянием географических факторов, Грегор (Gregor, 1931) предложил название „геоэкотип“. Мы меняем его на геоклиматип, так как географическая диференциация неотделима от климатической.

Для третичного субтропического леса была характерна смесь вечнозеленых и летне-зеленых форм. Среди буков нет вечно-зеленых представителей. Леммермайр (1923) полагает, что летне-зеленые формы получили особый импульс к формообразованию и распространению в связи с диференциацией климата в течение третичного периода, связанной с поднятием гор. Летне-зеленые типы должны были распространяться именно в горах. „По всем палеонтологическим данным,— пишет Леммермайр, — третичный лес был смешанный“. Далее он высказывает мнение, что, надо думать, уже в плиоцене буки занимали среднюю лесную зону в горах, а хвойные — верхнюю. „Подобным образом, — говорит он, — дуб образует чистые насаждения в СССР у границы степей“.

Здесь у Леммермайра неясно сквозит, повидимому, та же идея, что у нас: именно, что развитие и распространение консоциаций связано с ухудшением климата и соединяется с формообразовательным процессом — выделением климатических типов, более приспособленных к меньшей влажности и более низкой температуре, а также к условиям существования в монодоминантных, „чистых“ группировках.

Кавказский бук, климатип, приспособленный к условиям влажного воздуха и довольно высокой температуре его, вероятно, сформировался на месте, т. е. в восточном углу Средиземноморской области: Кавказ, Малая Азия, Балканский полуостров. Граница его ареала, вероятно, подвергалась неоднократным изменениям в связи с геологической историей этих стран и вообще юга Европы. Листья из плиоцена, напоминающие *Fagus orientalis*, были найдены в Чехо-Словакии, южной Франции и даже в Пиренеях (Чечот, Czeczott, 1930), но принадлежали ли эти листья зачаточному климатипу, прототипу кавказского *F. orientalis*, или здесь имеются лишь морфологические элементы последнего, несомненно присутствовавшие в древнем третичном родовом сингамеоне бука еще до выделения климатипов в их современном виде — сказать пока нельзя. Когда бук впервые появился на Кавказе, точно неизвестно. *Fagus silvatica*, как указывает Леммермайр, был уже в плиоцене распространен в Западной Европе, и в конце третичного периода состав его форм был близок к современному. Восточный средиземноморский климатип (*F. orientalis*) сформировался, вероятно, в плиоцене или, может быть, даже несколько раньше в связи с распространением его консоциаций в средней зоне гор на влажных и тенистых склонах. Раньше комплекс буковых форм, входивший в состав смешанного леса, должен был несколько отличаться от современного в отношении доминирующих форм и общего состава. Вероятно, формирование современного климатипа бука произошло ранее, чем формирование экологических видов дубов секции *Robur* в их современном виде: большие возможности для широкого распространения консоциаций и соответствующих им форм, приспособленных к сухим открытым склонам, имели место в большей степени в новейшее геологическое время по сравнению с возможностями распространения влаголюбивых и теплолюбивых консоциаций. Но диференциация смешанного леса на консоциации частично, в известном периоде, могла происходить и одновременно по двум направлениям: на сухие открытые местообитания и на тенистые влажные местообитания.

Как всегда крупные климатипы (см. Синская, 1930a), кавказский бук полиморфен, но этот полиморфизм выражен несравненно слабее, чем у кавказской ветви дубов секции *Robur*. Это, по нашему мнению, следует поставить в связь с более длительным периодом экологической диференциации у бука, чем у указанных дубов, и с усилением формообразовательных импульсов для дуба в более новую геологическую эпоху, о чем мы говорили раньше. Несомненно, что в настоящее время формообразовательный процесс у наших видов дуба идет очень интенсивно по сравнению с буком.

Связь бука со смешанным лесом не утрачена и в настоящее время. Японский бук (*Fagus Sieboldii*) образует смешанные леса с дубом *Quercus mirsinaefolia* (Hondo, 1925). Клаймакс восточных штатов Сев. Америки (Мичиган) составляет буково-кленовый лес (*Fagus americana* и *Acer saccharum* (Rübel, 1930). Клаймакс — формация Западной Пенсильвании—представляет собой мезофильный летне-зеленый лиственный лес, где доминирующими породами являются *Fagus*, *Quercus*, *Acer*, *Castanea* (Cribs, 1917). Смешанные лиственные леса, куда входит и *Fagus*, распространены во многих других районах Северной Америки: Ohio, в озерной области и др. (Harshberger, 1911).

Во многих местах Западной Европы *Fagus silvatica* встречается в смешанных лиственных лесах вместе с дубом, грабом, ясенем.

На Кавказе бук проходит через все зоны, начиная от приморской полосы смешанного леса, кончая верхней границей леса.

В Гурии, по словам Медведева (1917), бук в нижней лесной зоне распространен более, „как подчиненная порода“. В Абхазии он, по нашим наблюдениям и по литературным данным, входит в состав смешанных насаждений приморской полосы, в дубовые насаждения в поясе предгорий. Очень хорошо развивается бук в смешанных насаждениях особого типа, описанного Заклинским (1931). Эти насаждения состоят из бука, каштана, ясеня, явора, дуба, липы, кленов, карагача, черешни и др. Они располагаются главным образом на рыхлых и плодородных, глинистых и суглинистых почвах, „на плато, на возвышенности или местности со слабым уклоном (5 — 10°) на север, северо-восток и северо-запад“. По наблюдениям Н. Кузнецова, между Туапсе и Геленджиком „бук изредка попадается по всей зоне в лесах смешанного характера“.

Переходными от смешанных лесов к консоциациям являются группировки с двумя основными доминантами — буково-грабовые и буково-каштановые. Грабы и каштаны и отчасти груша служат связующим звеном между буковыми, дубовыми и смешанными лесами

Центральным типом буковых лесов нужно признать тип „голого бука“ с очень скудным травяным покровом, развивающийся лучше всего на очень пологих склонах или ровных площадках. Здесь бук достигает наилучшего бонитета.

Существуют переходные группировки от смешанного леса к буковым „голым“ консоциациям.

Голый тип бука *Fagetum nudum* известен в разных местах Западной Европы для *Fagus silvatica*, напр., во Франции [Аллорж (Allorge) (1922)].

Бук проходит через все зоны, начиная от приморской полосы и до верхнего предела лесной растительности. Выше буковой зоны условия становятся более благоприятными для пихты, чем для бука, и последняя получает господствующее положение. Бук уже становится подчиненной породой и входит под полог пихты, предохраняя себя этим от вредного действия неблагоприятных климатических условий. Постепенно условия становятся все менее и менее благоприятными и для пихты; она становится сбежистой, низкорослой; насаждения ее у верхней границы изрежены и богаты сухостоем. Постепенно ухудшается и жизненность бука под ее пологом. Но при известных условиях там, где пихта достигает своего верхнего предела, бук еще может существовать. И он выходит из-под полога пихты, становится из подчиненной породы доминантом. Такая верхняя буковая опушка, составляющая предел лесной растительности, распространена только в районах с значительной влажностью воздуха и почвы, что связано с большим обилием снега, в области колхидской флоры и ее влияния. Но здесь бук совсем не похож на могучее дерево средней и нижней зоны: это — многоствольный, стелящийся по склону с искривленными стволами и ветвями кустарник. Он становится таковым вследствие неблагоприятных условий, но с другой стороны этот его habitus и приспосабливает его к выживанию в этих условиях: стелющаяся кустарниковая форма предохраняет его от ветровала и снеговала, которые особенно опасны здесь, при слабой возможности прочного укоренения на часто чрезвычайно крутых склонах и на твердой, мало еще измененной почвообразовательным процессом породе.

Фигуровский (1912) пишет: „То обстоятельство, что почва в альпийской полосе гораздо теплее воздуха, объясняет стремление растительности альпийской зоны держаться возможно ближе к земле, вернее прижиматься к земле“.

Кустарниковидные буки у верхней границы леса встречаются в Западной Европе, они имеются также и в Крыму. Наблюдавшая их там Поплавская (1928) не соглашается с мнением Вульфа, что главнейшей причиной кустистости и многоствольности бука является пастьба скота. Она полагает, что кустистые буки с искривленными стволами, растущие у границы с Яйлой в горах Крыма, представляют собой особую экологическую форму роста буков, возникающую у верхней предельной границы их, под влиянием неблагоприятных климатических условий“. То же верно и для Кавказа; кустарниковая формация бука Fagetum subalpinum хорошо выражена бывает и там, где мысль о влиянии пастьбы совершенно исключается.

Кустарниковая форма кавказского бука — это повидимому экада, т. е. модификационное изменение, помогающее растению приспособляться к данной совокупности условий. Постепенное изменение габитуса бука, начинающееся еще под пихтой, говорит за то, что это приспособление создавалось в стадии экады—изменений, еще не закрепленных наследственностью. Но очень возможно, что наследственные изменения уже имеются, и формирование экотипа уже происходит — на это наводят особый характер и мелкость листьев у горного бука, в изменчивости которых, по мере поднятия бука вверх, как-будто не всегда имеется строгая постепенность. Этот интереснейший вопрос— процесс формирования экологического приспособления—ожидает еще пристального внимания исследователей кавказской растительности.

Кустарниковая формация бука Fagetum subalpinum не всегда составляет опушку пихты у верхнего ее предела; там, где пихтовый пояс отсутствует (Юго-Осетия, Поварницын, 1931), Fagetum subalpinum составляет непосредственное продолжение буковых лесов средней горной зоны.

Интересно, что у наших дубов кустарниковидная экада возникает не у верхнего предела, а внизу: в зарослях сухолюбивых кустарников, в приморской полосе обычно имеются и корявые кустарниковидные дубы (наблюдения Красильникова, 1930, Кузнецова, 1891, Михеева, 1929 и мн. др.). Дубы секции *Robur*—как бы экологические антиподы бука, и у них кустарниковая (но не стелющаяся) экада является приспособлением к противоположным крайностям экологических условий: открытым и более или менее ровным местам и сравнительной сухости воздуха и почвы.

4. Сложные буковые консоциации в связи с историей и экологией „покровных кустарников“

Из сложных буковых ассоциаций ближе всего к смешанному лесу группировки бука с самшитом.

Буковые леса с ярусом из покровных кустарников, широко распространенные в средней горной зоне на южном склоне главного Кавказского хребта, иногда встречаются и по северную его сторону.

Наиболее распространенный и характерный тип это — бук с ярусом из лавровишни, Fagetum laurocerasosum. Менее широко распространены группировки бука с кавказской черникой и с *Rhododendron ponticum.* Fagetum azaleosum, бук с азалией — еще меньше распространенный, наиболее сухолюбивый тип, замещающий такой же тип дуба на сравнительно сухих и светлых местообитаниях. В Юго-Осетии встречается еще редкая группировка Fagetum ruscosum. Лавровишня, реликтовый средиземноморский вид, входила в состав древнего смешанного леса. И теперь она достигает наиболее мощного развития и обильнее всего плодоносит в лесах нижней лесной зоны в центре Колхидской провинции, где местами имеет древовидную форму. Но в смешанных лесах она редко образует такие густые заросли, как в буковой зоне. Здесь она становится подчиненным доминантом, образуя подчиненную консоциацию второго яруса. Буковые группировки с ярусом покровных кустарников обычно занимают ущелья и крутые каменистые склоны. Соответственно худшим качествам местообитаний бонитет бука хуже, чем в голом центральном типе, приуроченном к более ровным местам, и более близком, как мы видели генетически, к исходной смешанной ассоциации.

Бук, при менее благоприятных условиях вследствие своей всегда несколько ослабленной жизненности, становится более слабым эдификатором, и поэтому существование подчиненной кустарниковой консоциации 2-го порядка становится возможным. Эта консоциация до некоторой степени становится также эдификатором, вызывая полное уничтожение травяного покрова. Мнения различных исследователей Кавказа расходятся относительно характера взаимоотношений буковой и лавровишневой консоциаций. Регель (1903) писал об исчезновении бука и замене его лавровишней: буковому подросту трудно пробиться сквозь чащу лавровишни. Это же подтверждается Поварницыным (1931) для Юго-Осетии, где заросли лавровишни занимают теперь большие площади. Единичные буки свидетельствуют там об исчезнувшем буковом пологе. Лавровишня хорошо размножается вегетативно и, благодаря этому, по словам Поварницына, стойко удерживает территорию за собой. На помощь буку, как пишет Поварницын, приходит иногда человек, уничтожая лавровишню. Однако, Буш (1931), по своим наблюдениям в той же Юго-Осетии и в других районах Кавказа, пришел к иным заключениям. По его словам: „До полного вытеснения бука подлеском дело, однако, едва ли когда-нибудь доходит (если этому не поможет человек). Насаждение изреживается, полнота его опускается примерно до 0,4—0,3. Подлесок, весьма чувствительный к яркому свету и сильному нагреву, самоизреживается и уже не представляет непреодолимого препятствия для лесовозобновления“.

Происходит, повидимому, самоурегулировка взаимоотношений между древесным пологом и подлеском. Таким образом относительная связанность консоциаций существует одновременно с относительной их независимостью, и борьба этих противоречий разрешается различным образом в зависимости от комплекса факторов, СЕВ [1], и от того, какой фактор становится ведущим, определяющим в тот или иной момент жизни ценоза.

Самостоятельные консоциации лавровишни встречаются в среднегорной полосе и, вероятно, в большинстве случаев — они здесь вторичные — обязаны своим существованием деятельности человека. Лавровишня вместе с буком, а также и с пихтой поднимается очень высоко в горы, до верхнего предела леса. Подобно буку, она сильно страдает от неблагоприятных климатических условий и вместе с тем приспособляется к ним: в верхней горной зоне она представляет собою стелющуюся, размножающуюся главным образом вегетативно экаду.

---

[1] С — климатические факторы; Е — эдафические; В — биотические.

Иногда лавровишня образует небольшие заросли и выше верхней границы леса и, повидимому, чувствует себя довольно хорошо и даже плодоносит. Здесь, обычно, мы имеем дело с особой формой лавровишни (var. *macrostachya*) с явными морфологическими отличиями от лавровишни средней горной зоны. Здесь выход из-под полога леса и образование самостоятельной консоциации связано уже с формированием настоящего экотипа.

Древний третичный вид кавказской черники, *Vaccinium arctostaphylos*, эндемичный для Кавказа и Малой Азии, также встречается в смешанном лиственном лесу и исторически связан с ним. Он образует подчиненные консоциации чаще в буковых, также иногда в пихтовых и каштановых лесах. Проходя через все лесные зоны, *V. arctostaphylos* выходит и в субальпийскую зону, входя в состав зарослей *Rhododendron caucasicum*. Самостоятельных консоциаций не образует. Этот древний тип хорошо приспособился к изменившимся условиям существования на Кавказе и содержит большое количество форм.

Azalea pontica L. (*Rhododendron flavum* Don.) имела в третичное время гораздо более широкое распространение, чем теперь. Близкие ей виды свойственны Северной Америке и Восточной Азии. Этот древний вид так же, как и кавказская черника, встречается в зоне смешанных лесов и исторически связан с последними. Это—самый светолюбивый и засухоустойчивый из покровных кустарников, и в смешанном лесу, как и теперь, он издревле должен был держаться опушек и мест с более редким пологом. Как подчиненная консоциация, *Azalea pontica* входит, в противоположность лавровишне, в сравнительно светлые и сухие группировки, по сухим открытым склонам, тогда как лавровишня в средней и южной горных зонах ютится по ущельям. Азалия связана премущественно с дубом, а лавровишня — с буком и отчасти с пихтой. *Azalea* образует вторичные самостоятельные консоциации после уничтожения древесного полога. Она выходит и за лесную границу в субальпийскую зону, где входит в состав зарослей *Rhododendron caucasicum*. Самостоятельных крупных консоциаций ее в субальпийской полосе мы не встречали.

Энглер (Engler, 1878) считает, что рододендроны еще в третичное время распространились по Европе из азиатского центра и дали начало третичным горным формам. Брейтфельд (Breitfeld, 1888) пришел на основании изучения рода к другим результатам. Он принимает южноазиатский центр за вторичный и указывает, что во многих группах родственные виды имеются в Европе, в Азии и Северной Америке. Он полагает, что рододендроны в третичное время возникли на крайнем севере и затем лучеобразно распространились к югу и образовали вторично третичный центр в Европе. Эта точка зрения не противоречит, как мы увидим ниже, взглядам Н. Кузнецова (1901). Понтийский рододендрон, *Rhododendron ponticum*, по словам Н. Кузнецова, „следует рассматривать, как тип древний, близкий к родоначальным третичным формам кавказских рододендронов или даже может быть с одной из них идентичный. Из такого-то древнего типа на границе Колхиды и Армении, по всей вероятности, возникли эндемичные кавказские рододендроны — *Rh. Ungernii* и *Rh. Smirnovii*; из него же, с одной стороны в горах Кавказа, с другой—в горах Сибири, возникли *Rh. caucasicum* и *Rh.*

chrysanthum. Сам же древний тип в виде *Rh. ponticum* сохранился в Колхиде, в некоторых влажных частях Пиренейского полуострова, Малой Азии и Ливана и, в виде весьма близких к *Rh. ponticum Rh. maximum* и *Rh. californicum* в Северной Америке".

Таким образом древний третичный комплекс форм — сингамеон — подвергся сокращению и раздроблению ареала. Соответственно последовала редукция полиморфизма. Но кавказская реликтовая ветвь получила стимулы к дальнейшему формообразованию.

Rh. ponticum исторически связан с третичным смешанным лесом. В настоящее время он, по словам Кузнецова, „в колхидской провинции обильно встречается везде как в приморских широколиственных лесах, так и в нагорных буковых и пихтовых лесах, доходя в своем вертикальном распространении почти до верхней границы леса, а иногда заходя даже в область субальпийскую.„

Rh. ponticum образует подчиненные консоциации, главным образом, под буком, иногда под пихтой и каштаном.

О взаимоотношениях зарослей рододендрона с буком можно сказать то же, что выше было сказано о взаимоотношениях бука и лавровишни.

Самостоятельные консоциации *Rh. ponticum* образует редко и на небольших площадках. Вероятно, большинство из них вторичного происхождения.

Зато консоциации *Rhododendron caucasicum* очень широко распространены в субальпийской и альпийской зонах. По мнению знатоков кавказской флоры *Rh. caucasicum* произошел от лесных древних форм, близких к *Rh. ponticum.* Схема его истории такова. Древние третичные лесные формы, выйдя из-под полога леса, у верхнего предела образовали самостоятельные консоциации. При движении этих консоциаций вверх их приспособление к неблагоприятным климатическим условиям, может быть начавшееся еще под пологом леса, впоследствии выразилось в формировании особого климатипа. С течением времени экологические и морфологические различия между исходными лесными формами и новым альпийским климатипом стали весьма значительными, а переходные формы почти исчезли. Таким образом возник новый вид. Тяготение его к защищенным от прямого солнечного света северным склонам и местообитаниям с достаточным запасом влаги в почве экологически роднит его и теперь с лесными видами. По мнению Буша, *Rh. caucasicum* представляет растение, требующее в течение вегетационного периода некоторой постоянной влажности (или постоянного орошения) почвы, относясь к температуре почвы довольно безразлично". Лесные виды вообще легче могут приспособиться к понижениям температуры, чем к недостатку влаги.

Образование того hiatus'а, который существует ныне между *Rh. caucasicum* и *Rh. ponticum,* не объясняется только климатической диференциацией. Здесь, по нашему мнению, играла роль еще изоляция особого порядка, о чем мы скажем ниже.

Покровные кустарники: рододендроны, азалия, кавказская черника, лавровишня и др., все вышли из смешанного леса. Они образовали подчиненные консоциации и, сообразно своим экологическим различиям, выработавшимся еще в третичном смешанном лесу, они вошли под полог различных по своим экологическим свойствам доминантных древесных пород, что в свою очередь в значительной степени определило характер их дальнейшей истории. Способность образования самостоятельных консоциаций в той или иной степени присуща им всем. Выработка стойких и способных к более или менее значительному распространению консонциаций связана с эволюцией приспособляющихся к новым условиям форм в виде экад, климатипов и даже видов.

Консоциации этих кустарников могут чередоваться на небольших пространствах, образуя комплексный ярус под пологом каштана или бука.

Экологическая близость их выражается в возможности совместного существования на одном местообитании в одном типе леса при благоприятных для этого условиях. При доминировании одного из них другой часто является содоминантом или спутником. В подчиненной консоциации *Vaccinium arctostaphylos* под пологом бука, каштана или пихты *Azalea pontica* является обычным спутником или содоминантом. Заросли лавровишни обычно сопровождает *Ilex aquifolium*, который чаще занимает подчиненное положение и ниже лавровишни, иногда же получает значение содоминанта, что бывает по южную сторону Главного хребта. Иногда мы встречаем и один *Ilex aquifolium* в виде доминанта подчиненной консоциации под буком и пихтой. Такие группировки, занимающие небольшие площади, мы встречаем на северном склоне Главного хребта. *Ilex* здесь гораздо хуже развивается и ниже ростом, чем при условиях совместного существования с лавровишней; очевидно группировка с ярусом из одного *Ilex* развивается в мало благоприятных условиях для вечно-зеленых кустарников.

На основании наших наблюдений над характером распространения покровных кустарников они располагаются в следующие ряды по холодостойкости и выносливости по отношению к прямому свету, начиная с самых холодостойких и наиболее тенелюбивых.

Холодостойкость

Rhododendron caucasicum
Prunus laurocerasus var. *brachystachya*
Azalea pontica
Vaccinium arctostaphylos
Ilex aquifolium
Prunus laurocerasus typica
Rhododendron ponticum

Омброфильность

Rhododendron ponticum
Prunus laurocerasus typica
Ilex aquifolium
Vaccinium arctostaphylos
Azalea pontica
Prunus laurocerasus var. *brachystachya*
Rhododendron caucasicum

Относительно *Prunus laurocerasus* var. *brachystachya* мало наблюдений, место ее сомнительно.

В отношении засухоустойчивости шкалу составить труднее, здесь нужно различать отношение растений к почвенной влаге и влажности воздуха. Наиболее засухоустойчивой в обоих отношениях является, повидимому, *Azalea pontica*. *Prunus laurocerasus* менее требовательна к почвенной влаге, чем *Vaccinium arctostaphylos* и, вероятно, чем *Rhododendron ponticum* но, повидимому, более чувствительна к влажности воздуха.

Наиболее близкие экологически группы образуют:

1) *Azalea pontica* и *Vaccinium arctostaphylos* и 2) *Prunus laurocerasus typica*, *Rhododendron ponticum* и *Ilex aquifolium*. Представители каждой из двух групп встречаются особенно часто вместе в ценозах.

Вышенамеченные шкалы было бы очень интересно уточнить и экспериментально проработать.

5. Каштановые леса и другие консоциации лиственных пород.

Монограф рода *Castanea* Камю, (Camus, 1929) в своем большом труде излагает следующие данные и соображения относительно происхождения каштана. Роды *Castanea*, *Castanopsis*, *Pasania*, *Quercus* возможно имели общего предка в лице рода *Dryophyllum* (меловой период). Остатки *Castanea* находят со времени мелового периода и нижнего эоцена. В аркто-третичной флоре Гренландии находятся остатки предков наших *Castanea* — *C. Ungeri* Heer. Эта форма представляет большое сходство с *Castanea pumila* Северной Америки. Сходные формы появляются в Европе в нижнем миоцене. В миоцене находят формы близкие к *Castanea pumila* и к *C. sativa* в разных местах Южной Европы.

Третичная форма, напоминающая более всего *C. sativa* — это *C. Kubinyi*, которая была найдена еще в новейшем миоцене Венгрии, Кроации, Штирии, в разных местах Северной Италии, в Южной Франции. Таким образом, еще в очень древние времена род *Castanea* был очень широко распространен в Америке и Евразии. С охлаждением климата в конце третичного периода ареал рода *Castanea* сильно сократился. Соответственно этому вид *Castanea sativa* оттеснился к югу и имеет теперь разорванный ареал: Восточная Северная Америка, Восточная Азия и Средиземье. По мнению Камю и многих других авторов, ареал *C. sativa* в Европе в настоящее время сильно расширен культивированием; каштан во многих местах находится в одичалом, но не в диком, в точном смысле этого слова, состоянии. По мнению Камю, ареал действительно дикого каштана сравнительно невелик: Кавказ, Малая Азия, Западная Персия, Кроация, Славония, Западная Босния, Трансильвания, Болгария, Греция, Албания, Македония. Во Франции, по Камю, нет настоящего дикого каштана, как, вероятно, и в Италии. Он растет дико в Алжире и в Испании.

Таким образом, в настоящее время ареал каштана в Европе также разорванный.

Род *Castanea* представлял некогда единый полиморфный сингамеон. Редукция полиморфизма, судя по современному состоянию рода, шла, вероятно, в этом сингамеоне более ускоренным темпом, чем у бука (у последнего при разорванном ареале рода площадь распространения в Европе — не разорванная) и особенно у ветви рода дубов, объединяемой под названием *Robur*. И в частности в комплексе *Castanea sativa* редукция форм должна быть ярко выражена, судя по сильно редуцированному, разорванному ареалу. Форма, близкая к современному *C. sativa*, *C. Kubinyi* была еще в миоцене известна в соседней Кавказу Малой Азии, в Мизии и Карии (Энгельгард, Engelhard, 1903).

Кавказский каштан в настоящее время хотя не однороден морфологически, но имеет мало форм по сравнению с чрезвычайным полиморфизмом дуба. Возможно, что морфологическая изменчивость его окажется меньше, чем у бука, при детальном исследовании того и другого вида. Но несомненно то, что экологическая амплитуда каштана несравненно уже, чем у бука. Каштан встречается и в зоне смешанного леса, с которым подобно буку и дубу исторически связан. Но основную область его распространения составляет сравнительно узкая и прерывистая полоса в нижней части буковой зоны, где он встречается по большей части в смеси с буком в той или иной пропорции. Центральным типом, как у бука, является „голый" каштанник — Castanetum nudum. Сложные консоциации параллельны буковым: Castanetum rhododendrosum, C. arctostaphylosum, C. laurocerasosum, C. azaleosum. Последний тип соответствует и дубовому типу Quercetum azaleosum.

Встречается каштан на Кавказе и вместе с дубом, как это бывает в Западной Европе и в Америке.

Древесные породы Кавказа, составляющие главные консоциации в нашем районе, образуют следующие последовательно нисходящие ряды по своим экологическим свойствам.

Теневыносливость	Засухоустойчивость
Бук	Дуб
Каштан	Граб
Граб	Каштан
Дуб	Бук

Таким образом каштан занимает промежуточное место между дубом и буком по характеру своей экологической приспособленности. Последние две породы представляют собой ярко выраженные экологические типы, эволюционировавшие при диференциации консоциаций из смешанного леса в противоположных направлениях, и господство принадлежит этим резко определившимся экологическим типам, расселившимся по соответственно различным местообитаниям и потому не являющимися опасными конкурентами друг для друга. Каштан, как тип менее экологически специализированный, испытывает конкуренцию и с тем и с другими и не образовывает консоциаций на больших пространствах. Поэтому область распространения его, по сравнению с другими породами, на Кавказе очень невелика. После распадения первоначального сингамеона и редукции его полиморфизма этот вид не испытал ощутительных стимулов к формообразованию в новейшее время, и в нем не эволюционировались столь ярко выраженные и многочисленные, как у дуба и бука, экологические типы.

Собственно говоря, редукция форм составляет как бы одну сторону в процессе экологической диференциации, и часто невыделима из последней. Но в случае каштана редукционные процессы преобладают. Редукция форм здесь выражена резко, а, если можно так выразиться, „активная" экологическая диференциация, т. е. формирование действительно новых экологических типов, связанное с появлением новых признаков, новых генов, а не только с элиминацией части прежних форм (существовавших в исходном сингамеоне), имела место в слабой степени.

Из других лиственных пород довольно обширные консоциации в нашем районе образует граб (*Carpinus betulus*), но они большею частью вторичные и возникли на месте срубленного дубового или букового леса.

В районе Баракаевская — Баговская — Соленое, также и в других местах Майкопского округа, распространены консоциации груши, также вторичные. О них будет речь впереди в работе, посвященной экологии диких плодовых Кавказа.

6. Хвойные группировки.

Из хвойных пород непосредственно связаны с колхидским смешанным лесом тисс (*Taxus baccata*), который встречается в широколиственных смешанных лесах нижней зоны Колхидской провинции, иногда образует подчиненные консоциации под буком или пихтой. Вне Колхидской провинции и прилегающих к ней районов тисс встречается очень редко, как подчиненная порода или в виде подлеска.

Тисс считается многими вымирающей породой. Во всяком случае она не приспособилась настолько к изменившимся после третичного периода условиям, чтобы ее консоциации могли распространиться на сколько-нибудь широком пространстве. В тиссе не выработались экологические типы, которые могли бы способствовать его расселению в различных комбинациях естественных условий.

Мы почти не встречались с значительными насаждениями сосны по линиям наших маршрутов, и поэтому из трех наиболее распространенных на Кавказе хвойных пород коснемся только пихты и ели.

Хвойная зона в районе нашего обследования слагается главным образом пихтой.

Согласно весьма обоснованным предположениям Коха (Koch, 1924) древнейшие формы северной группы хвойных (гл. обр. *Abietinae)* возникли в области Берингова пролива. В третичный период эти формы двигались из арктики на юг Евразии и Северной Америки. Более молодые формы из *Abietinae* завоевали в первую половину третичного периода северный континент. В дальнейшем они были продвинуты на горные цепи и в течение ледникового периода сильно редуцировались и свелись к небольшому количеству видов в Европе и Западной Азии. Средиземноморские виды *Abies* и *Picea* имели общую исходную область распространения, в которой затем в течение третичного периода воздвигались горные цепи: Кавказ, Карпаты, Альпы и Пиренеи. На Кавказе при благоприятных условиях питания и освещения возникла *Abies Nordmanniana,* которая отличается пышным убором хвои.

К этому виду непосредственно примыкает *Abies cilicica* в Малой Азии, а к последней — греческая *Abies cephalonica.* Последняя явно приспособлена к сухому климату. Затем из Кефалонии пихта переселилась в Калабрию и Сицилию, в Тунис и область Атласа. Последнюю ступень в ксерофитизации обнаруживают *Abies maroccana* и *Abies pinsago,* которая перешла на юг Испании, в то время как на севере Испании сохранилась наиболее близкая к первоначальной форме *Abies pectinata.*

Таким образом, при сокращении ареала исходного сингамеона произошла не только редукция форм, но и активная экологическая диференциация—выработка горных средиземноморских гео-климатипов, расположившихся в порядке меридиональной экологической зональности с востока на запад. Современные виды в ныне существующем составе их форм сформировались на месте в своих горных областях в результате экологической диференциации и географической изоляции и распространились, образовав обширные консоциации на соответствующих местообитаниях.

По нашему мнению, кавказские пихта (*Abies Nordmanniana*) и ель (*Picea orientalis*) не были тесно связаны в своей истории с древним колхидским смешанным лесом, в противоположность тиссу. Пихта очень редко спускается в зону смешанного леса, и в настоящее время пихтовый пояс отделен буковым поясом от зоны с преобладанием смешанных лесов.

Смешанные хвойно-лиственные леса, по наблюдению Буша (1909) в районе Теберды и Сосновского (1915) в Сванетии, образуются на месте частично вырубленных хвойных лесов. На это указывает между прочим присутствие *Betula verrucosa,* которая обычно расселяется на порубках, тогда как первичным березнякам свойственна *Betula pubescens.*

Синэкологические спектры (списки ассоциаций, где встречается вид с указанием на доминирование, константность, жизненность и плодоношение) пихты и ели в районе нашего обследования, сопоставленные с синэкологическими спектрами характерных для Кавказа лиственных пород, также указывают на отсутствие связи пихты и ели с лиственными группировками, за исключением буковых консоциаций, к которым зона их распространения непосредственно прилегает.

Обращает на себя внимание в этих спектрах также, сравнительно с буком и дубом, небольшое число ассоциаций, куда выходят пихта и ель; этим подчеркивается их обособленность среди древесной растительности Кавказа. Причин этому следует искать в особом характере их истории, повидимому сложившейся в условиях особых от смешанного леса и лиственных пород.

Центральный тип пихтово-еловых лесов (Abietum festuceto-oxalidosum, Piceetum Festuceto-oxalidosum) не имеет промежуточных звеньев с группировками смешанного леса, по крайней мере мы их не наблюдали.

Кавказский тип оксалидозных пихто-еловых лесов имеет хорошо выраженный травяной покров, что его сильно отличает от девственного смешанного колхидского леса и от производных типов леса, в той или иной степени генетически со смешанным лесом связанных. Травяной покров букового леса, его „голого“ центрального типа, очень редкий. Слабая константность травянистых элементов, свойственная также и буковым группировкам в Крыму, приближающимся к нашему „голому“ типу (Поплавская, 1925), характерна для букового леса, на Кавказе. Травяной покров елово-пихтовых лесов, напротив, отличается хорошо выраженной константностью своих основных элементов, своей сформированностью, своей характерной и определенной физиономией.

Основными травянистыми константами оксалидозного типа елово-пихтовых лесов в первую очередь следует признать *Oxalis acetosella* и *Festuca drymeja* и затем *Asperula odorata*, *Sanicula europaea*, *Lactuca muralis*, *Athyrium filix femina*, *Paris incompleta*, *Geranium Robertianum*, *Polygonatum multiflorum* и возможно также *Euphorbia aspera*. Более местными константами нужно считать *Gentiana asclepiadea* и *Valeriana alliariaefolia*, почти всегда присутствуют виды *Viola*; *Solidago virga aurea* чаще приурочена к разреженным местам.

Многие из этих растений встречаются в буковых лесах, и даже их называют иногда „спутниками бука“.

Леммермайр полагает, что вечно-зеленые травянистые растения, как *Asperula odorata*, *Sanicula europaea*, *Asarum europaeum*, *Vinca*, не могут считаться автохтонными спутниками бука. Они должны были возникнуть или в первоначальном вечно-зеленом буковом лесу (хотя вечно-зеленые представители бука в ископаемом состоянии неизвестны, но надо предполагать, что они были), или в хвойных лесах, а затем могли постепенно приспособляться к скудному освещению букового леса“.

По нашему мнению, нет надобности сюда привлекать существовавших только предположительно „лесов из вечно-зеленого бука“. Вышеупомянутые тенелюбы в настоящее время хорошо себя чувствуют под пологом колхидского смешанного леса, вероятно существовали там издревле и оттуда позднее перешли в консоциации бука и некоторые из них в дальнейшем — в пихтово-еловые леса. Им не было нужды „приспосабливаться к скудному освещению букового леса“, ибо под пологом девственного смешанного лианового леса также темно.

Asarum europaeum и *Vinca* встречаются в девственных хвойных лесах исключительно редко, только на границе с лиственным, и поэтому совершенно невероятно, что они переселились в буковые леса из хвойных лесов. Эти несомненно очень древние элементы характерны именно для лиственных лесов, — и если они существовали на Кавказе раньше широкого распространения буковых лесов, то они перешли туда из смешанного третичного леса.

Остановимся, теперь на видах, наиболее распространенных в пихтово-еловых лесах в настоящее время. Самым характерным спутником пихты и ели в нашем районе является без сомнения *Oxalis acetosella*, Синэкологический спектр ее очень характерен. В большом количестве как один из содоминантов в травяном ярусе, *Oxalis acetosella* наблюдается только в пихтовых, пихтово-еловых и еловых лесах. Наилучшую жизненность кислички мы наблюдали в еловых лесах в районе речки Санчарки, там она поражала нас размерами и сочностью своей темно-зеленой листвы, обилием своих прыгающих семян. В этих лесах бросается в глаза особая рыхлость верхнего слоя почвы, что чрезвычайно благоприятно для корневищ *Oxalis*. По наблюдениям Салисбюри (Salisburi, 1929), корневища *Oxalis* длиннее на рыхлых почвах, чем на более плотных глинистых почвах.

Согласно интересным исследованиям Куяла (Kujala, 1926) в Финляндии и у нас Саркисовой-Федоровой (1929) над травянистыми спутниками хвойных лесов, биология самых типичных из этих спутников „находится в соответствии с теми условиями среды, которые создаются в еловых лесах. Типичные представители елового леса, несомненно, генетически связаны с еловыми лесами и с другими лесами, с ними сходными по фитосоциальным свойствам“ (Саркисова-Федорова). *Oxalis acetosella* считается одним из самых старых, наиболее типичных спутников хвойного леса, которые „соединили издавна свою эволюцию с эволюцией еловых ассоциаций“ (Саркисова-Федорова) и сходных экологически пихтовых лесов.

Везде в Европе наилучшее развитие *Oxalis* обнаруживает в хвойных лесах. С другой стороны, „оксалидозные“ типы ельников и пихтарников везде отличаются наилучшим, по сравнению с другими типами, бонитетом хвойных пород, что указывает на высокую организованность оксалидозных ценозов в смысле взаимоприспособленности составляющих элементов. В Северной Америке *Oxalis acetosella* также связана почти исключительно с хвойными лесами, главным образом, *Abies balsamea* (Ильвессало, Ilvessalo, 1929).

В Западной Европе *Oxalis acetosella* растет также под буком. На Кавказе *Oxalis acetosella* сравнительно мало распространена под буком. Ей видимо вредит плотная подстилка из опавших буковых листьев, столь характерная для буковых лесов Кавказа. В пихтовых лесах с примесью бука *Oxalis* всегда хуже развита и даже иногда совсем исчезает вблизи буковых деревьев, там, где образовался слой плотной буковой подстилки. В других лиственных лесах Кавказа *Oxalis* встречается еще реже, чем буковых. В районе Соленого она в значительном количестве растет под тенистыми насаждениями дикой груши, где она находит подходящую для себя сильную затененность под двойной прикрышкой груши и высоких трав, как *Salvia glutinosa*. Но эти грушевые сообщества несомненно новейшего происхождения и не могут быть сочтены за коренное местопроизрастание *Oxalis*. Да и жизненность *Oxalis* здесь хуже, чем под хвойными. Часто встречается *Oxalis acetosella* в субальпийских кустарниковых сообществах: зарослях *Rhododendron caucasicum*, субальпийских березняках с ярусами кавказского рододендрона или крупнотравия, а также в крупнотравных субальпийских лугах. Здесь кисличка обнаруживает часто очень хорошую жизненность, но она распределяется здесь неравномерно и не является органически связанной с этими, особенно сравнительно из них исторически новыми, группировками, где отдельные слагающие их синузии не выявляют той степени взаимно-связанности, взаимозависимости, как это мы видим в оксалидозных хвойных лесах. Таким образом основным и наиболее старым местообитанием *Oxalis* на Кавказе являются пихтово-еловые леса. *Oxalis acetosella* — очень древний тип. На это указывает между прочим ее способность сохранять листья во время зимы, что говорит о том, что предки ее жили в области с равномерным климатом. Ближайшие родственники *Oxalis acetosella* (Кнут, Knuth, 1930) находятся с одной стороны в Восточной Азии, с другой — в Южной Америке (Аргентина, Чили, Перу, Боливия). В Тихоокеанской Северной Америке она замещается *O. oregana* и *O. Smallii*, которые тоже приурочены главным образом к хвойным породам. Согласно новейшим воззрениям (Koch, 1924), древнейшие формы северной группы хвойных возникли в области Берингова пролива. Очень возможно, что там же соответственно появились древнейшие прототипы *Oxalis acetosella*, как синэкотипы [1], приспособившиеся к условиям жизни под пологом хвойных. Эти прототипы распространились затем вместе с хвойными по Евразии и Северной Америке. В результате долгой эволюции вместе с хвойными вид *Oxalis acetosella* получил современный характер очень узко специализированной монотипной формы. Вместе с пихтой и елью *Oxalis acetosella* пришла на Кавказ и после проникла в некоторые группировки субальпийской зоны.

Pirola secundda, *Goodyera repens* — также типичные представители хвойных лесов и, очень вероятно, пришли на Кавказ вместе с хвойными (как это думает Н. Кузнецов) в доледниковый период с запада из Европы через Малую Азию, так же как еловые и пихтовые леса.

Наряду с *Oxalis acetosella* характернейшим растением центрального типа оксалидозных лесов Кавказа является *Festuca drymeja*. В различных комбинациях условий преобладание принадлежит то одному, то другому из этих двух содоминантов. Но синэкологический спектр *Festuca drymeja* дает совсем другую картину своей приспособленности к различным лесным группировкам, чем *Oxalis*. Этот древнесредиземноморский вид встречается и в нижней лесной зоне. В наших условиях наибольшая жизненность и наибольшая семенная воспроизводительность у *Festuca drymeja* имеют место в буковых, грушевых и дубовых лесах предгорий и нижней горной полосы. В хвойных же лесах этот вид, хотя распространен настолько обильно, что иногда составляет фон травяного покрова, но представлен только листьями: метелок обычно нет, размножение исключительно вегетативное. Следовательно, этот вид имеет наименьшую жизненность именно в хвойных лесах, где он наиболее теперь распространен. Это — хороший пример того, что обилие вида еще не говорит об оптимуме условий для его произрастания. Вполне ясно, что *Festuca drymeja* переселилась в хвойные леса из лиственных и отнюдь не является специализированным синэкотипом хвойных лесов.

Lactuca muralis, по нашим данным, дала очень узкий спектр; в нашем районе это — типичный спутник хвойных.

Asperula odorata всегда входит в состав травяного покрова пихтово-еловых лесов. Она менее страдает от угнетения мхами и вредного действия подстилки буковых листьев, чем *Oxalis*, и в таких местах получает часто преобладание. О ее жизненности в разных групникровках, по нашим данным, не получилось такого определенного представления, как для предыдущих растений. Спектр ее велик, она встречается во всевозможных хвойных и лиственных лесах и, хотя сейчас она является постоянным членом пихтарников, но, вероятно, перешла туда из лиственных лесов.

Paris incompleta часто обнаруживает хорошую жизненность в хвойных лесах, но очень обычна и для тенистых лиственных лесов, так же как и *Sanicula europaea* [2], *Geranium Robertianum* обычна для буковых лесов, но наиболее распространена в пихтовых, где имеет, однако, довольно пониженную жизненность и плодоношение (детальных наблюдений над ее жизненностью в других группировках у нас нет).

---

[1] „Синэкотип" — форма, специально приспособленная к совместному существованию с другими растениями (Синская, 1930—31).

[2] Последняя обнаруживает лучшую жизненность в лиственных лесах.

Polygonatum multiflorum имеет очень широкий спектр в нижних лесных зонах, где имеет лучшую жизненность, чем в верхней. *Paris, Sanicula, G. Robertianum, Polygonatum* в своей истории на Кавказе не так связаны с хвойными группировками, как *Oxalis acetosella, Pirola secunda*—первые растения одновременно и верхних и нижних зон.

Solidago virga aurea, Gentiana asclepiadea возможно спустились под пихту сверху, из субальпийской зоны, так же как теперь начинает проникать под пихту *Vaccinium myrtillus*.

Травяной покров пихтово-еловых лесов, таким образом, составился из элементов с различной историей: одни генетически связаны с эволюцией хвойных группировок, как *Oxalis acetosella, Goodyera repens*; другие пришли из лиственных лесов, третьи—может быть из субальпийской полосы. Но все они сходны по ряду экологических признаков — все это растения с мелким укоренением, хорошо себя чувствующие в условиях рыхлого гумуса из перегнившей хвои, хорошо переносят тень, могут размножаться вегетативно. Те, у которых жизненность понижена и способность к размножению семенами почти сведена к нулю, как *Festuca drymeja*, именно вследствие своей неспособности в этих условиях достигать полного развития, становятся более или менее равными в борьбе за существование с мелкими растениями — исконными жителями хвойных лесов, как *Oxalis acetosella* и др. Именно в виде низкорослой, вегетативно размножающейся экады, когда налицо имеются только короткие листья и нет генеративных стеблей, *Festuca drymeja* приспособлена к совместному существованию вместе с другими низкорослыми травами в оксалидозном пихтарнике, в той именно комбинации видов, какая теперь там имеется.

Составленный из разнородных элементов травяной покров пихтово-еловых лесов вместе с тем составляет одно целое, могущее существовать именно в этих определенных условиях. Эта „связанная“ с хвойной консоциацией синузия хотя содержит в себе несколько синузий второго порядка, до известной степени конкурирующих между собой, как таковая, в данном составе видов, данном количественном соотношении и в данном их состоянии — иногда в виде специальных экад, — не может существовать в своем целом виде вне хвойного леса: в других условиях мы встречаем только отдельные элементы порознь или группами и в ином модификационном состоянии, с иной жизненностью (напр. *Festuca drymeja*), в субальпийском крупнотравии встречается в виде могучих высоких растений с крупными метелками и с совсем другими высокими травянистыми спутниками.

Таким образом, травяной покров центрального типа пихтово-еловых лесов своей определенной экологической физиономией, взаимоприспособленностью своих элементов и генетической связанностью с хвойными сильно отличается от травяного покрова большинства лиственных лесов Кавказа, где нет такой строгой зависимости между древесной породой и травянистыми представителями. Это произошло от того, что в древнем исходном типе лиственного леса травяной покров был слабо развит и мало характеризовал строй и физиономию леса.

Мхи и лишайники, составляющие особые синузии в виде напочвенного покрова, можно видеть на Кавказе только под пихтой и елью — в лиственных лесах они встречаются только на стволах, камнях, а на почве только маленькими куртинками.

Эти синузии распространены в очень тенистых и влажных пихтово-еловых лесах, редко они образуют сплошной напочвенный покров, как это бывает в северных лесах. Мхи действуют, видимо, угнетающе на *Oxalis* и других типичных представителей травяного покрова хвойных. Похоже, как-будто бы эти синузии находятся в периоде распространения, отвоевывая себе постепенно место в лесах, раньше имевших только травяной покров. Как бы там ни было, возможность существования мохового напочвенного покрова под хвойными составляет также их отличие от кавказского лиственного леса.

В нашем районе больше распространены пихтовые леса с примесью ели, иногда в равных количествах. Эта хвойная ассоциация с двумя доминантами образует в районе Оштена только чисто пихтовые консоциации. Еловые консоциации, встречаясь отдельными пятнами и в нашем районе, распространены в условиях более сухого климата на юге Закавказья. Ель, таким образом, более ксерофильная порода, чем пихта. Но в общем оба доминанта пихтово-еловой ассоциации экологически очень близки и, вероятно, одновременно появились на Кавказе.

Из лиственных пород бук является постоянным спутником пихты в нашем районе. Иногда (в районе Абаго) оба дерева смешаны почти в равных количествах. В большинстве случаев бук распределен более или менее равномерно, единично или рассеянно по пихтарнику в виде деревьев нижнего подъяруса в древесном пологе. Бук, повидимому, не является в пихтовом ценозе элементом, вполне гармонирующим с целым. Где больше бука, там общий характер группировки меняется, так как плотная подстилка из опавших буковых листьев оказывает вредное действие на травянистый покров, характерный для пихтарников, в первую очередь на *Oxalis acetosella.*

Однако, пихта и ель дают ряд группировок параллельно буку с одинаковыми ярусами покровных кустарников: Abietum laurocerasosum, A. arctostaphylosum, A. rhododendrosum, соответствующие Fagetum laurocerasosum, F. arctostaphylosum и т. д. Но подчиненные консоциации покровных кустарников гораздо более распространены и характерны под буком, чем под пихтой. Они связывают бук с нижней зоной смешанного леса, через многоярусные группировки, как, например, Fagetum buxoso-laurocerasosum. Их жизненность в буковых лесах средней горной зоны обычно выше, чем под пихтой. Пихта с консоциациями покровных кустарников занимает худшие местообитания и имеет худший бонитет, чем в оксалидозных типах.

Напрашивается мысль о том, что эти кустарники перешли в пихтарники из буковых лесов, пихта (вместе с елью) как бы надвинулась на бук, и исторически произошло продвижение под пихту ярусов кустарников—консоциаций, более коренным образом связанных в своей истории с буком.

Пихта, по нашему представлению, не связана генетически в своей истории с древними смешанными колхидскими лесами. Она, вероятно, распространилась сразу в верхней зоне над буком и от него получила консоциации покровных кустарников или даже прямо надвинулась на верхнюю полосу буковой зоны: пихтовый подрост под буком мы наблюдали в нескольких местах на Кавказе.

Очень интересен выход бука из-под пихты у верхнего предела ее распространения в виде кустарниковидной опушки — Fagetum subalpinum. Но кустарниковый субальпийский бук не всегда представляет собою опушку пихтового леса, он может быть непосредственным продолжением обычного букового леса (Fagion montanum) в тех районах, где нет хвойной зоны (Юго-Осетия — Поварницын; Крым— Поплавская, 1925).

Здесь приходят в голову следующие соображения относительно взаимоотношений рододендронов, бука и пихты. *Rhododendron pon-*

ticum распространен главным образом в буковом поясе средней горной зоны в Fagion montanum. *Rhododendron caucasicum* не встречается в основном буковом поясе — Fagion montanum. Он часто образует кустарниковый ярус в субальпийских зарослях низкорослого бука. Но там он существует в виде налагающейся (инкубационной) консоциации, не связанной неразрывно с кустарниковым буком. Коренное его место — выше — в виде самостоятельной консоциации. Под пихту *Rhododendron caucasicum* не проникает, за исключением немногочисленных переходных группировок, состоящих из низкорослого бука и корявой пихты. Условия жизни в пихтарниках, вероятно, для него неблагоприятны. Любопытным фактом является почти полное отсутствие промежуточных форм между сравнительно молодым видом *Rhododendron caucasicum* и старым *R. ponticum*, который считается исходной формой для первого или очень близкой к ней. Наиболее естественно было бы казалось встретить промежуточные формы в верхней горной лесной зоне, особенно в верхней части букового пояса и в субальпийском буке.

Не надвижение ли пихты на бук явилось причиной hiatus'а между *Rhododendron caucasicum* и *Rh. ponticum?* Условия могли оказаться для промежуточных форм также неблагоприятными под пологом пихты, каковы они, повидимому, для *Rh. caucasicum?* Не произошла ли здесь своеобразная экологическая изоляция?

В зависимости от перемены климата в истории кавказских лесов надвижения пихты на бук могли иметь место не один раз. Последнее движение пихты вниз должно было происходить после континентального периода.

В районе верховьев Большой Лабы и Санчарки, на очень крупных каменистых осыпях разрастается кривой низкорослый бук. Заросли его языками вкраплены в сплошные пихтарники, одевающие оба склона узких долин темным покровом. Издали эти заросли напоминают такие же заросли кустарниковидного бука, расположенные выше пихтовой климатической зоны. Но при проникновении в глубь заросли обнаруживается совсем другой характер группировки — ярус покровных кустарников отсутствует, травяной покров — скудный и состоит из представителей покрова соседнего оксалидозного пихтарника.

Таким образом на крутых каменистых осыпях низкорослый бук заходит в климатическую зону пихты и здесь является эдафическим ее заместителем.

Вероятно, по истечении долгого периода времени, достаточного для образования почвы на осыпях, бук здесь сменится пихтой. Исторически следовательно бук мог быть всюду таким предшественником пихты.

На каменистых осыпях в районе речки Санчарки бук является эдафическим заместителем пихты.

Не является ли интересный тип букового леса Fagetum festucosum, описанный Поварницыным в Юго-Осетии, климатическим заместителем Abietum и Piceetum festuceto-oxalidosum?

Все эти поставленные здесь сложные вопросы могут быть окончательно решены только после разностороннего их освещения на основе коллективного сотрудничества многих исследователей.

Продолжение в следующем номере

ТОМ 18 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР № 5 1933

TOME 18 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS № 5 1933

Т. А. РАБОТНОВ

Вейник Лангсдорфа в Центральной Якутии и его кормовое значение

(Получено 12/VII 1933)

Вейник Лангсдорфа (*Calamagrostis Langsdorffii* Trin.) (якутское название Kulun kuturuga) является одним из наиболее широко распространенных луговых растений Центральной Якутии[1]. Травостои с преобладанием вейника Лангсдорфа покрывают примерно 25% общей площади лугов Южной Якутии.

Кроме лугов вейник Лангсдорфа встречается в лесах, где нередко является преобладающим растением в травянистом ярусе. Вейник Лангсдорфа встречается и преобладает при довольно различных экологических условиях, что дает основание предполагать наличие ряда экологических форм (видов) или значительную экологическую пластичность этого вида. Наиболее обильно вейник выявлен: 1) в поймах крупных рек, 2) по долинкам мелких речек, логам, 3) по озерным понижениям (аласам), выстланным песками или органическими озерными отложениями — сапропелями.

В поймах крупных рек для вейника Лангсдорфа характерны три группы местообитаний:

а) 1-я группа местообитаний относится к области деятельного аллювия прирусловых частей, где вейник широко распространен в травяном покрове существующих здесь ивняков (*Salix viminalis*), особенно ивняков на влажных дерновых или неразвитых, со следами раскисления почвах. В более разреженных ивняках вейник образует высокорослые, а на открытых местах — густые, чистые травостои до 1,5 *м* высоты. Часть расположенных здесь вейниковых лугов, особенно по урезам пойменных террас в воде, несомненно естественного происхождения. Площади таких естественных лугов однако невелики.

В условиях деятельного аллювия вейник Лангсдорфа является типичным корневищным растением, занимает менее увлажненные местоположения, чем группировки осок (*Carex aquatilis, C. gracilis*), но более увлажненные, чем группировки обычных представителей деятельного аллювия — костра, пырея. Урожайность травостоев 20—30 центнеров с *га*.

б) 2-й группой местообитаний в крупных поймах, где вейник образует травостой, являются долгопоемные местоположения в приустьевых частях притоков крупных рек. Особенно широко они выявлены в долине р. Лены ниже Усть-Алдана. Здесь в условиях длительной (1—2 мес.) поемности (подпор вод притока водами основной реки) нередко на значительных площадях выявлены естественные луга, основные площади которых покрыты травостоями вейника Лангсдорфа. Почвы большей частью дерновые глееватые, бескарбонатные. Вейник здесь не образует или образует мелкие (5—10 *см*) кочки, не теряет своих корневищных свойств. Урожайность таких травостоев до 50—70 центнеров, большей частью в среднем 20—25 центнеров с *га*.

---

[1] Материалом для составления настоящей заметки послужили опубликованные и доступные нам рукописные данные по геоботаническому изучению территории Центральной Якутии и, главным образом, личные наблюдения.

в) 3-я группа местообитаний, свойственных вейнику, это—заболоченные, мало аллювиальные понижения в поймах на бескарбонатных почвах. Вейник здесь обычно не образует чистых группировок, являясь более или менее обильной примесью к преобладающим осокам (*Carex wiluica*, *C. caespitosa*).

В ландшафте значительной части территории Центральной Якутии видную роль играют мелкие долинки, лога, без выраженных русел, большей частью лишь с временными водотоками. Такие долинки с весны сильно обводнены, летом обсыхают, но все же большую часть вегетационного периода избыточно увлажнены.

К таким местоположениям и приурочены основные площади вейниковых лугов Центральной Якутии. Луга большею частью вторичного происхождения, на месте сырых лиственничных или, что чаще, смешанных (лиственница, береза, ивы) лесов с травяным покровом из осок и вейника. Такие леса в долинках мелких речек в результате хозяйственной деятельности населения занимают в настоящее время небольшие площади.

Для вейниковых лугов, долинок мелких речек и логов характерно:

1) переувлажненность почв, сохраняющаяся большую часть вегетационного периода, 2) дерново-глеевые или торфяно-глеевые бескарбонатные или вскипающие на значительной глубине (60—80 *см*) почвы, с неглубоким залеганием мерзлоты (50—80 *см*), 3) сильная кочковатость поверхности, обусловленная наличием огромного количества (в среднем 30—60 000 на *га*) кочек, образованных, главным образом, кочкарными осоками (*Carex caespitosa* subsp., *C. wiluica*, *C. Schmidtii*), меньшее число кочек, образованных самим вейником.

Осоки, образующие кочки, редко преобладают в травостоях, большею частью преобладающим растением является вейник, поселяющийся на осоковых кочках и постепенно вытесняющий образовавшие их осоки. Межкочья нередко совершенно лишены растительности или имеют ее в виде единичных растений некоторых выносливых к вымоканию видов. Образуемые вейником кочки существенно отличаются от осоковых кочек, они имеют обычно коническую форму, рыхлы, невысоки (редко превышают 20 *см*), легко уничтожаются. Вейник не теряет здесь своих корневищных свойств и пускает побеги в межкочьях; благодаря таким свойствам вейника, нередко несколько рядом расположенных кочек постепенно соединяются, образуя удлиненные валовидные кочки.

Долинки, занятые такими осоково-вейниковыми лугами (местное название „травяные речки“), широко распространены. Луга этого типа используются однако не в полной мере.

В периферических частях долин вейник Лангсдорфа нередко участвует в создании луговых травостоев, однако здесь он не является преобладающим растением и большей частью лишь вегетирует. Также он распространен и по лесам вдоль дренирующих русел. Но и здесь он не создает тех мощных травостоев, которые имеют место в недренированных частях долинок. Урожайность мелкодолинных вейниковых кочковатых лугов до 50 центнеров и выше, в среднем около 20 центнеров с *га*. Урожайность устойчива из года в год.

3-й группой местоположений, характерных для вейника Лангсдорфа, являются озерные понижения (местное название „аласы“), выстланные песками или сапропелями. Для песчаных аласов характерны осоково-вейниковые кочкарники, мало отличные от таковых в долинках мелких речек. На сапропелевых аласах вейник является или типичным корневищным растением и образует луга, аналогичные долгопоемным, или преобладает в травостоях кочкарников. Последний тип занимает большие площади.

Кроме приведенных выше местоположений вейник Лангсдорфа встречается и на более сухих местообитаниях склонов, неглубоких логов, в лесах, где он не достигает значительного обилия и большая часть находится в вегетативном состоянии.

Таким образом, вейник Лангсдорфа встречается и преобладает в травостоях при довольно различных экологических условиях, на различных почвах от неразвитых или дерновых аллювиальных до торфянисто-глеевых. На почвах с различным залеганием вечной мерзлоты, на местоположениях с различной аллювиальностью, от почв деятельного аллювия прирусловых частей пойм крупных рек до местоположений, где аллювиальный процесс отсутствует (аласы, лога), на почвах с различной поемностью от местообитаний сравнительно кратко поемных в прирусловых частях пойм до долгопоемных местообитаний, тем не менее вейник Лангсдорфа может хорошо развиваться только при определенных условиях. На сухих местообитаниях он не в состоянии хорошо развиваться и лишь вегетирует. Наиболее сухие местоположения он занимает лишь в условиях деятельного аллювия, в условиях интенсивного питания, причем крупных безлесных массивов в этих условиях нет. В свою очередь при избыточном увлажнении вейник Лангсдорфа развивается хорошо лишь в пойме, где имеются особые условия питания, снабжения кислородом почвы и пр. В условиях же избыточного увлажнения и связанных с застоем вод, что имеет место в долинках мелких речек и аласах, вейник не может нормально развиваться, и или в значительной мере утрачивает свои корневищные свойства, образуя кочки, или поселяется на кочках осок, т. е. произрастает при иных условиях влажности, чем условия увлажнения почвы, на которой он растет.

Богатство почв также несомненно оказывает влияние на произрастание вейника. Вейник Лангсдорфа наиболее хорошо произрастает на почвах, бедных известью с пониженным горизонтом вскипания или, что большею частью имеет место, с отсутствием такового. Вейник Лангсдорфа не встречается на засоленных почвах. Отношение вейника к актуальной реакции почвы не выявлено. Повидимому, он лучше развивается на кислых почвах.

Определение pH почв Амгинского района показало, что вейник Лангсдорфа преобладает на наиболее кислых почвах района [pH верхних (20—40 *см*) горизонтов 4,75—5,5]. Отсутствие достаточных аналитических данных не позволяет дать более полную характеристику отношения вейника к химизму почвы. Таким образом, вейник Лангсдорфа наиболее хорошо развивается на почвах, небогатых солями и в достаточной степени увлажненных. На более сухих и более сырых (долгопоемных) почвах вейник Лангсдорфа образует травостой в поймах в условиях отложения аллювия. В условиях избыточного увлажнения при неглубоком залегании уровня вечной мерзлоты вейник может утрачивать свойства корневищного растения и образует кочки или поселяется на кочках осок. Таково отношение вейника к природным (эдафическим) факторам.

Об отношении вейника к культурным факторам имеются небольшие материалы по влиянию на него палов, сенокоса и выпаса. Палы, особенно палы без выгорания самой почвы, благоприятно влияют на развитие вейника. Вейник не угнетается палами, и поскольку палы сильно угнетают ряд растений, совместно произрастающих с вейниками, таких как кочкарные осоки (*Carex caespitosa*, *C. Schmidti*, *C. wiluica*), то под влиянием палов конкурентная способность вейника сильно повышается, и он пышно разрастается, вытесняя постепенно осоки с образованных ими кочек. Менее ясно отношение вейника к сенокосу. Повидимому, обычно применяемый поздний сенокос не действует угнетающе на развитие вейника. Ранний сенокос, по показаниям местных жителей (Вилюйский район), отрицательно влияет на вейник, понижая его урожайность на следующий год.

Так же угнетающе действует выпас. Под влиянием интенсивного выпаса вейник очень быстро исчезает с лугов, замещаясь другими более пастбищевыносливыми растениями (*Agrostis alba* v. *prorepens*, *Calamagrostis stricta*, *Poa pratensis* и др.). Отношение вейника к выпасу объясняет его отсутствие в густо населенных и интенсивно используемых районах, особенно в местах распространения летних поселений якутов (летников). Вейник Лангсдорфа — типичное растение полукультурных или не освоенных культурой ландшафтов в Якутии.

Кормовая ценность вейника Лангсдорфа точно не выявлена. Известно лишь, что на пастбищах он хорошо поедается лошадьми.

Для рогатого скота вейниковое сено расценивается местным населением, как корм низкого качества. Молочная продукция, при кормлении вейниковым сеном, по наблюдению местных жителей, понижается. Вейниковое сено лучше поедается лошадьми и местами считается хорошим кормом для лошадей. В ряде районов вне Якутии (ДВК, Бурято-Монголия) вейниковые сена высоко расцениваются. Последнее объясняется, повидимому, отсутствием в тех районах более ценных сенов.

Сведений о химическом составе вейника Лангсдорфа очень мало. В настоящее время для Якутии имеются лишь 4 анализа, выполненных в Институте кормов. Анализам подвергнуты образцы, собранные в 1931 г. с лугов межречья Лена—Вилюй по направлению Жерба—Сунтар (образцы М. Ф. Солоницыной) и с лугов притоков р. Амги (образцы Т. А. Работнова).

Данные сведены в следующую таблицу:

№ образцов[1]	Процент гигроскоп. воды	Процент сухого вещества	Процент сырой золы	Процент общ. азота	Процент сыр. протеин.	Процент бел. азота	Процент белков	Процент сыр. жира	Процент сырой клетчат.	Процент безаз. экст. вещ.
№ 1	6,87	93,13	5,75	1,143	7,14	0,836	5,23	2,78	29,79	54,54
№ 2	7,97	92,03	4,16	1,088	6,80	1,075	6,72	2,81	34,18	52,05
№ 3	6,53	93,47	4,03	1,215	7,59	1,034	6,46	2,70	28,75	56,93
№ 4	6,75	93,25	4,39		5,27			2,26	34,44	53,64

Данные анализов показывают на бедность сенов вейника Лангсдорфа золой и сырым протеином и на довольно значительное содержание клетчатки. Не имея данных о переваримости, трудно говорить о питательном достоинстве сенов. Повидимому, их можно отнести к разряду сенов средней или ниже средней кормовой ценности при условии своевременной уборки сена.[1]

---

[1] Образец № 1 взят 28/VII. Осоково-вейниковый кочкарник в долине р. Хонору (приток Амги). Стадии цветения. Долина мелкой речки.

Образец № 2 взят 6/VIII. Осоково-вейниковый кочкарник в долине р. Халалы (приток Амги). Стадия созревания семян.

Образец № 3 взят из долины р. Эргеджей (Межречье Лена—Вилюй), первые числа августа.

Образец № 4 взят в долине р. Кемпендай в первых числах сентября, в стадии созревания плодов и засыхания травостоев.

Наиболее благоприятное время сенокоса — стадия выкидывания метелок — для вейника Лангсдорфа в условиях Центральной Якутии на преобладающих мелкодолинных вейниковых кочкарниках приурочено к периоду 10—20 /VII.

Вейниковые луга имеют в Якутии существенное практическое значение, занимая значительные площади и давая высокие устойчивые урожаи.

Благодаря устойчивости урожаев вейниковые луга приобретают особое значение в годы засух, когда они для ряда районов Якутии являются основным источником кормов на зиму. Учитывая кормовую специфичность вейника, районы преобладания вейниковых лугов (районы мелких долин) целесообразно использовать по линии коневодства.

В ближайшее время необходимо выяснить и возможность и целесообразность замены вейниковых травостоев травостоями более качественно ценными, что предполагает: 1) выяснение максимальной продукции питательных веществ вейниковыми травостоями в условиях рационального их использования, 2) выяснение возможной урожайности лугов в случае замены существующих вейниковых травостоев более качественно ценными. В числе экстенсивных мер изменения качественного состава вейниковых лугов может быть переменное пастбищно-сенокосное использование их, поскольку вейник в результате пастьбы уступает место другим, более качественно ценным травам (в условиях благоприятного снабжения их зачатками).

T. A. RABOTNOW

Calamagrostis Langsdorffii Trin. in Zentral-Jakutien und seine Bedeutung als Futtergras

Zusammenfassung

Auf Grund seiner eigenen Beobachtungen sowie des Studiums der gedruckten und handschriftlichen Litteratur über die Landwirtschaft Jakutiens, bestimmt der Verfasser die Standortstypen der Wiesenformationen mit überwiegendem *Calamagrostis Langsdorffii.* In ihrer Gesammtheit bedecken dieselben 25% des Wiesenterritoriums in Süd-Jakutien. Formationen von *Calamagrostis Langsdorffii* kommen in verschiedenartigen Verhältnissen vor, doch entwickeln sie sich am besten auf salz- und kalkarmen, in genügendem Grade feuchten Böden. *C. Langsdorffii* bevorzugt sauere Böden (pH des oberen Horizonts gleich 4,75—5,5). Als Futterpflanze zeichnet es sich nicht durch hohe Qualität aus. Am besten wird es von Pferden gefressen. Für Hornvieh wird das Heu wenig hochgeschätzt. Bei Fütterung mit demselben soll, nach Beobachtung der örtlichen Bevölkerung, die Milchprodukten sinken.

---

[1] Следуя проф. И. С. Попову (И. С. Попов. „Кормовые средства". Сельколхозгиз, 1932, стр. 133), вейниковые сена следует по химическому составу отнести к разряду плохих луговых сенов.

ТОМ 18 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР № 5 1933

TOME 18 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS № 5 1933

А. Д. ФУРСАЕВ

По поводу издания „Флоры юго-востока Европейской части СССР“

(Получено 19/I 1933)

До настоящего времени вышло в свет 5 выпусков „Флоры юго-востока“ из предполагаемых шести. Появление в свет подобного определителя необходимо приветствовать. Изданные до настоящего времени флоры, включающие юго-восток, почти все стали уже библиографической редкостью. Расширившийся в связи с проводимыми крупными обследованиями земель и рядом других работ контингент геоботаников, как в старых исследовательских учреждениях, так в особенности во вновь открытых, далеко не удовлетворяется имеющимися определителями растений.

Молодые кадры исследователей и учащихся особенно испытывают острую нужду в хорошем определителе. „Флора“, таким образом, должна восполнить этот недостаток.

При издании „Флоры“ большинство родов подвергались обработке, и использован был литературный материал, вышедший за последние годы. В связи с этим „Флора“ выгодно отличается и полнотой и точностью от ряда других прежних изданий. Полные диагнозы видов, большое количество иллюстраций, данные о распространении по юго-востоку позволяют с большой уверенностью производить определение и составить достаточно ясное представление о распространении каждого вида, условиях местообитания и т. д. Особенно надо приветствовать, к сожалению, мало использованное, применение карт для характеристики распространения наиболее важных видов по юго-востоку.

Со всех указанных сторон „Флора“ продумана хорошо; было бы ценно, как предлагает И. В. Ларин еще дать хотя бы части видов хозяйственную оценку. Однако надо отметить малое участие в составлении „Флоры“ ботаников юго-востока; даже гербарный материал многих работников и учреждений не был предоставлен в распоряжение монографов, что, безусловно, сказалось на характеристике распространения видов по области, в первую очередь, и на полноте охвата флоры.

Наряду с этим монографы подчас не использовали и того материала, который имелся в их распоряжении, по крайней мере литературный. Ряд флористических работ оказался совершенно не использованным или использованным только отчасти. К числу таких работ относится, например:

Белянов Е. В. К флоре Саратовского уезда — Учен. зап. Сарат. гос. унив. Вып. III.

Он же. К флоре Аткарского уезда — Изв. Сарат. о-ва ест. Т. I.

Гуммель Э. Э. К флоре Марксштадтского кантона АССРНП. Изв. Сар. о-ва естествоисп. I. II.

Фурсаев А. Д. К водной флоре Нижней Волги. Работы Волжской биолог. станц. 1928.

Он же. Некоторые данные к флоре Юго-восточной области. Русск. гидробиолог. журн. Т. V № 3—4, 1926, и др. Иногда наблюдается даже игнорирование указаний, приводимых во флорах Маевского и Шмальгаузена, напр. *Elymus junceus* в. окр. Саратова (данные Д. Э. Янишевского) приведены у Маевского и не указаны во „Флоре“ юго-востока; то же для окр. г. Саратова с *Seseli tortuosum*. Наряду с этим приводится указание для Красноармейска *Nelumbo*.

Наблюдается иногда путаница при использовании литературных данных (например—род *Ceratophyllum*). Целый ряд хотя и не серьезных, но досадных упущений допущен при обработке и редактировании; к их числу следует отнести отсутствие главнейшей синонимики у ряда видов. Отсутствие их, особенно у тех, которые называются в других флорах синонимами, затрудняет пользование „Флорой юго-востока“,— примеры — *Dryopteris, Onagra, Chamaenerium*.

В таблицах для определения иногда даются неточные разграничения, иногда даже противоречивые, например: в таблице для определения родов *Cruciferae* стоит в § 5—„семена однорядные“; сюда относятся *Sterigmostemum, Matthiola, Diptychocarpus*, тогда как в характеристике рода *Sterigmostemum* дается—„семена двурядные“. У *Torularia rossica* лепестков нет, а она отнесена, по таблице определения родов, к группе, имеющей „лепестки всегда фиолетовые“ и по другим признакам § 10 разделить трудно.

Наблюдается некоторая небрежность в правописании, например: в ключе для определения видов стоит *Lythrum hyssopifolia* L., *Lythrum thymifolia* L., а в описании видов — *Lythrum hyssopifolium* L., *Lyth. thymifolium L.* У *Astragalus oxyglottis* Stev. автор в одном случае поставлен в скобках, в другом случае—без скобок. *Leptaleum filiforme* DC, по другим источникам, значится *Leptaleum filifolium*.

Имеется целый ряд опечаток и описок—плоды у *Sterigmostemum tomentosum* (Willd.) MB показаны длиною в 20—60 *см*; Акундцин, вместо А. Куницын; стр. 230 (IV вып.) первая строчка характеристики р. *Petrosimonia* „пицветничках“, вместо „прицветничках“, № у рода *Halimocnemis* 92, вместо 192; в вып. III рисунок № 143, а в тексте 144.

Перечень таких промахов можно увеличить, что едва ли представляется целесообразным. Многие из них можно легко устранить, тщательно проверив все уже опубликованные выпуски и снабдив еще не вышедший в свет VI выпуск перечислением погрешностей всего издания.

Безусловно, при реализации того большого плана по изданию флор, который имеется у Ботанического института Академии наук СССР, ошибки неизбежны, а надо было бы с самого начала подобных ошибок не допускать.

Можно быть уверенным, что издание „Флоры юго-востока“ завербует целый ряд новых исследователей флоры не только из среды специалистов-ботаников, но и местных краеведов, туристов, рядовых колхозников и т. д. и позволит составить более точное представление о географическом распространении ряда видов.

Саратов, Ботанический кабинет
Гос. универс.

РЕФЕРАТЫ

1. **Weber Fr.** Protoplasmatische Ungleichheit morphologisch gleicher Zellen. — Protoplasma, 1932, Bd. XV, p. 291—293.

2. **Weber Fr.** Unterschiede in der Säureresistenz der *Helodea*-Blätter. Protoplasma 1932. Bd. XVI, p. 287—290.

3. **Moder Angela.** Beiträge zur protoplasmatischen Anatomie des *Helodea*-Blattes. Protoplasma, 1932, Bd. XVI, p. 1—55.

Все 3 работы относятся к разделу „протоплазматической анатомии“ (термин Вебера) одной из главных задач которой является исследование физиологических различий между морфологически однородными клетками. Вопрос этот имеет большое значение для методики физиологических работ.

1. В 1-й статье Вебера описываются короткие железистые волоски, покрывающие верхнюю сторону листьев *Veronica beccabunga* и состоящие всего из 3·клеток: одной, образующей основание волоска, и 2 совершенно одинаковых, образующих головку. Эти волоски, при действии раствора нейтральрот, обнаруживают следующее явление: клетка основания остается, по крайней мере вначале, бесцветной, как и одна из 2 клеток головки, тогда как вторая, симметричная первой, клетка быстро окрашивается. 2-я клетка головки начинает окрашиваться лишь после длительного пребывания в растворе краски или при очень высокой концентрации ее. Такое различие между двумя морфологически совершенно одинаковыми клетками тем более неожиданно, что они образуются в результате продольного деления одной и той же материнской клетки. Изредка одна из 2 клеток головки делится поперек, и в этих случаях обе клеточки ведут себя иногда одинаково, иногда противоположно.

Исследования Рекачек над гидатодами *Vicia faba*, имеющими аналогичную с волосками *Veronica* структуру, показали, что способность к прижизненному окрашиванию связана с физиологической функцией этих клеток, а именно гидатоды, находящиеся на высшей стадии своей выделительной деятельности, окрашиваются прижизненно наиболее интенсивно.

На основании этих данных Вебер предполагает, что и разница в отношении прижизненного окрашивания 2 морфологически совершенно одинаковых клеток у волосков *Veronica* основана на функциональном (физиологическом) различии этих клеток.

2. Во 2-й работе листья *Helodea* выдерживались в течение 10—20 мин. в 100 *см*³ дестиллированной воды с 2—4 каплями нормального раствора уксусной кислоты, затем переносились в водопроводную воду, после чего распределение живых и мертвых клеток в листе определялось методом плазмолиза. Оказалось, что наиболее устойчивыми по отношению к кислоте являются клетки срединной жилки и основания листа, затем — клетки по краям листа (за исключением зубчиков). Таким образом группы клеток, не отличающихся друг от друга морфологически, проявляют определенные физиологические различия.

Большая кислотостойкость названных частей листа *Helodea* связана, как показывает работа Модер, с большей стойкостью и по отношению к ряду других воздействий.

3. Модер в своей работе основывается на наблюдении Вебера, что физиологическая неоднородность одинаковых на взгляд клеток и клеточных группировок особенно легко обнаруживается при неблагоприятных внешних условиях; в качестве таковых она применяла наркотики, низкую температуру, длительное пребывание в дестиллированной воде и др. Исследовалась сравнительная выносливость разных участков листа *Helodea canadensis* по отношению к этим воздействиям, а также различия проницаемости и прижизненного окрашивания протоплазмы в тех же участках. На основании многочисленных опытов и наблюдений автор приходит к определенному выводу, что клетки верхней и нижней стороны листа *Helodea*, как и разные зоны клеток одной верхней стороны, физиологически различны между собой. Основные различия сводятся к следующему.

Протопласты клеток нижней стороны листа отличаются от протопластов верхней стороны большей проницаемостью для мочевины и большей выносливостью по отношению к эфиру и к длительному пребыванию в дестиллированной воде; в клетках верхней стороны при известных условиях, напр. при действии соединений теллура, наступает систрофа хлоропластов, которая не наблюдается в клетках нижней стороны.

Клетки верхней стороны по проницаемости, осмотическому показателю, прижизненному окрашиванию, содержанию крахмала и по выносливости к разным внешним воздействиям могут быть диференцированы на следующие зоны: основание листа, срединная жилка, края листа (за исключением зубчиков) и основная масса клеток листовой пластинки; кроме того особую реакцию обнаруживают зубчики по краям листа и некротические очаги, постоянно встречающиеся в листьях *Helodea*. В общем клетки жилки отличаются от прилегающих клеток листовой пластинки и клетки основания листа от верхушечных клеток — большей устойчивостью против химических и физических воздействий.

Вопрос о том, существует ли причинная связь между всеми подмеченными автором протоплазматическими различиями, остается еще в значительной мере открытым. Точно так же нет еще достаточно фактического материала для исчерпывающего ответа по вопросу о функциональных различиях между выделенными автором в листе *Helodea* клеточными комплексами. *В. Бриллиант*

Gicklhorn, J. Vorübergehende Formaenderungen von Plastiden während der Plasmolyse. Protoplasma. 1932. Bd. XV, p. 71—89.

Работа автора посвящена интересному явлению, отчасти уже известному в литературе, но изученному в данной работе при особых условиях. Исходной точкой исследования является то соображение, что действие плазмолиза нельзя сводить, как это часто делается, к отнятию воды от клеточного сока и к чисто осмотическим процессам, а необходимо учитывать также сложное действие плазмолиза на протоплазму и ее включения.

Объектом работы служил нижний эпидермис молодых листьев *Orchis latifolia* и *Orchis maculata*. Кусочки эпидермиса плазмолизировались на предметном стекле 0,5—0,7 mol. раствором поваренной соли или калийной селитры, иногда также 0,1—1,0 mol. раствором тростникового сахара, мочевины или глицерина и наблюдались под микроскопом. При обычной во всем прочем картине плазмолиза автор подметил следующее любопытное явление: все пластиды (лейкопласты), главная масса которых окружает крупное ядро, приходят в оживленное движение и изменяют свою форму, а именно выпускают, преимущественно со стороны, обращенной от ядра, длинные гиалиновые нити — „псевдоподии", производящие быстрые змеевидные движения. Это движение, не связанное с перемещением пластид в пространстве, продолжается 1—3 минут, т. е. только во время начальных форм плазмолиза, а уже к моменту наступления полного плазмолиза лейкопласты снова становятся неподвижными и принимают первоначальную шарообразную форму.

При действии подходящей концентрации тростникового сахара, глицерина или мочевины наблюдается подобное же явление, но в значительно более слабой степени и в течение более короткого времени.

На хлоропластах мезофилла автор ни разу не мог подметить подобного явления. Исследование других растений, кроме двух видов *Orchis*, намечено автором в дальнейшем.

Описанное явление наблюдается только у листьев, находящихся на определенной — средней стадии развития: ни у самых молодых, только раскрывающихся, ни у стареющих листьев движения пластид не происходит. Кроме того движение вызывается только средними концентрациями солей: как очень слабые растворы, дающие Grenzplasmolyse, так и 1 mol., вызывающие разрыв протоплазмы, не дают такого эффекта. Стадия развития клеток очевидно связана с определенными физическими свойствами их (вязкость, поверхностное натяжение протоплазмы и т. п.), а концентрация плазмолитика вероятно имеет значение, поскольку она определяет скорость протекания плазмолиза.

Изменения формы лейкопластов различны в зависимости от того, в какой части клетки и протоплазмы расположен лейкопласт. А так как протоплазма в разных своих частях обладает разной консистенцией, связанной с различиями вязкости и поверхностного натяжения, то автор защищает гипотезу, что движение и изменение формы пластид объясняются вызываемыми плазмолизом изменениями в натяжении пограничных поверхностей между протоплазмой и пластидами; последние имеют, повидимому, как и протоплазма, жидкую консистенцию, но обладают меньшей вязкостью. В пользу жидкой консистенции говорит и то, что в покоящемся состоянии пластиды принимают шарообразную форму, к которой и возвращаются после всех пертурбаций.

В. Бриллиант

1. **Karl Höfler.** Das Permeabilitätsproblem und seine anatomischen Grundlagen. Mikrochirurgische Versuche zum Hautschichtenproblem. (Vortrag gehalten auf der Generalversammlung der deutschen Botanischen Gesellschaft in Münster am 29 Mai 1931). Mit 6 Abbildungen im Text. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1931, Bd. XLIX, I Generalversamml. Heft., p. (79)—(95).
2. **Fr. Weber.** Plasmalemma oder Tonoplast? Protoplasma. 1932. Bd. XV, p. 453—461.
3. **K. Hoefler.** Zur Tonoplastenfrage. Protoplasma. 1932. Bd. XV, p. 462—477.

1. Работа, сделанная совместно с блестящим мастером микрохирургии зоологом Chambers, имела целью установить путем анатомического анализа, в какой именно части протоплазмы локализована ее специфическая проницаемость, и провести разграничение между понятиями проницаемости плазмы с одной стороны и поступлением веществ в клетку, т. е. в вакуолю — с другой. Эти два понятия автор считает совпадающими лишь в том случае, если сопротивление прониканию в клетку растворенных веществ сосредоточено в наружном кожистом слое; если же роль такой преграды исполняет внутренний кожистый слой, так называемый тонопласт, то и при условии про-

ницаемости всей толщи плазмы, вплоть до самой внутренней ее пленки, данное вещество все же не будет поступать внутрь клетки.

Идеальным препаратом для изучения свойств внутреннего кожистого слоя являются тонопласты, выделенные с помощью микроманипулятора из клеток чешуй луковицы *Allium cepa*, предварительно плазмолизированных и осторожно вскрытых бритвенным разрезом; при этом автор подчеркивает „феноменальную технику", с которой его сотрудник Chambers очищал тонопласт от приставших к нему остатков коагулировавшей цитоплазмы, отмирающей под влиянием механического воздействия микроиголок значительно быстрее, чем исключительно выносливый тонопласт, который совершенно не выдерживает одного только вида механического воздействия, а именно сотрясения. Освобожденный из клетки тонопласт почти мгновенно округляется и принимает шарообразную форму.

Надавливая кончиком абсолютно чистой микроиглы на отпрепарированный таким образом тонопласт, авторам удавалось ввести ее в самую вакуолю, где они могли зацеплять и приподнимать кристаллики щавелевокислого кальция. После обратного вытягивания иглы пленка вакуоли смыкается совершенно гладко, не сохраняя на своей поверхности никаких следов от иглы.

При манипулировании с иглами, загрязненными частицами коагулировавшей плазмы, тонопласт разбивается на несколько пузырьков, из которых каждый тотчас же принимает форму шара и которые с легкостью можно снова соединить в один пузырь.

Все эти данные заставляют признать, что тонопласт состоит из несмешивающейся с водой жидкости, обладающей по отношению к воде и к водным растворам высоким поверхностным натяжением. Опыты над смачиванием тонопластов парафиновым или оливковым маслом, а также хлороформом, ясно указывают на липоидный характер оболочки вакуоли.

Следующий опыт Chambers'a иллюстрирует коллоидно-физическое отличие тонопласта от прочей цитоплазмы: когда тонопласт в висячей капле ударяется о поверхность (вода, воздух или сахарный раствор), он в несколько мгновений растекается по поверхности, не оставляя после себя почти никаких следов; свободно отпрепарированный протопласт в тех же условиях распадается толчками, оставляя большое количество сгустков и капелек.

Так как свойства внутреннего слоя плазмы, подмеченные автором, наблюдаются также и у тонопластов, выделенных самыми разнообразными способами, притом и из совершенно неповрежденных и неплазмолизированных клеток (см. работу Plowe в Protoplasma 1931, XII, 2), то очевидно тонопласты нельзя считать, как это делают Лепешкин, Küster и др., продуктами патологического изменения или продуктами коагуляции, а надо признать, что тонопласты существуют и в живой клетке в виде слоя, определенно отличающегося по своим свойствам от остальной плазмы, и весьма вероятно, что этому различию соответствует и разная проницаемость.

Что же касается наружного кожистого слоя, то прямых морфологических доказательств его наличия в живой клетке автору получить не удалось, и поэтому он оставляет открытым вопрос о существовании такого слоя вообще и о свойствах его проницаемости в частности.

В качестве окончательного вывода из своей работы автор подтверждает, что между вхождением растворенных веществ в цитоплазму и прохождением (прониканием) их в клеточную полость должно проводиться строгое разграничение.

2. Полемизируя с Гефлером, Вебер, автор многочисленных работ по физиологии клетки, оспаривает доказанность существования тонопласта, как образования протоплазматического происхождения. По аналогии с чрезвычайно богатым липоидами клеточным соком стеблевых чешуек *Monotropa* автор считает возможным, что и у лука клеточный сок в целом является богатым липоидами золем, или же он выделяет на своей поверхности особую липоидную пленку.

Полупроницаемость протоплазмы, по мнению Вебера, все же локализирована в ее наружном пленчатом слое („Plasmalemma"), который повреждается при плазмолизе, но затем вновь регенерируется (при условии наличия кальция).

3. Отвечая на возражения Вебера, Гефлер настаивает снова на плазматическом происхождении тонопласта, так как до настоящего времени неизвестны примеры образования жидкой полупроницаемой кожицы из мертвого клеточного сока. Не отрицая совершенно роли наружного пленчатого слоя и не считая, что вплоть до тонопласта соли и другие вещества проникают через плазму беспрепятственно, автор все же приписывает тонопласту меньшую проницаемость, чем наружному кожистому слою. В заключение Гефлер подчеркивает необходимость заняться вплотную анализом относительной проницаемости трех частей протоплазмы, а именно: наружного пленчатого слоя или Plasmalemma, среднего слоя или мезоплазмы и внутреннего пленчатого слоя или тонопласта.

В. Бриллиант

Редактор *В. Л. Комаров.* Техн. ред. *И. Нурмсон*

Ленгорлит № 22724 Медгиз № 56/л. Сдано в набор 26/VIII 1933 г. Подписано к печати 5/XI 1933 г. Печ. л. $6^{1}/_{4}$ Ст. форм. 68 × 100. Кол. типограф. зн. в 1 б. л. 132.192.
Тираж 675 экз. Зак. 1404.